И.М. Прищепа   И.И. Ефременко

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ

Допущено
Министерством образования Республики Беларусь
в качестве учебного пособия
для студентов учреждений высшего образования
по специальностям «Логопедия. Дополнительная специальность»,
«Сурдопедагогика. Дополнительная специальность»,
«Олигофренопедагогика. Дополнительная специальность»,
«Тифлопедагогика. Дополнительная специальность»

Минск
«Вышэйшая школа»
2013

УДК 612.816.3(075.8)
ББК 28.707.3я73
П77

Рецензенты: кафедра основ специальной педагогики и психологии УО «Белорусский государственный педагогический университет им. М. Танка» (кандидат медицинских наук, доцент *С.В. Веренич*; заведующий кафедрой основ специальной педагогики и психологии *В.В. Радыгина*); заведующий кафедрой физиологии человека и животных БГУ доктор биологических наук, профессор *А.Г. Чумак*

ISBN 978-985-06-2306-5

ОТ АВТОРОВ

Нейрофизиология – наука, изучающая закономерности функционирования нервной системы на разных уровнях. Она рассматривает процессы обработки информации в нервной ткани, а также механизмы, лежащие в основе поведения человека и животных. Целью преподавания дисциплины является формирование у студентов фундаментальных представлений о структурно-функциональной организации центральной нервной системы.

В задачи изучения дисциплины входят: основные понятия и положения; методы исследования в нейрофизиологии; изучение макро- и микроскопического строения головного и спинного мозга; локализация и организация функций нервной системы, механизмов ее интегративной деятельности; выяснение способов кодирования и передачи информации в ЦНС; усвоение нейрофизиологических основ высшей нервной деятельности.

Знание основ нейрофизиологии – необходимая предпосылка для любого вида педагогической деятельности, а полученные теоретические знания являются базовыми для последующего изучения курсов «Основы невропатологии», «Клинические основы интеллектуальных нарушений», «Патопсихология детского возраста» и др.

Учебное пособие по нейрофизиологии предназначено для студентов учреждений высшего образования.

ВВЕДЕНИЕ

Нейрофизиология как наука, ее задачи и значение

Изучение человеческого мозга является междисциплинарной наукой и включает в себя много уровней: от молекулярного до клеточного, от уровня относительно небольших объединений нейронов до таких систем, как кора головного мозга, и самый высокий уровень – изучение нервной системы в целом.

Нейрофизиология – раздел физиологии, изучающий функции нервной системы человека на основе нейрофизиологических методик. При использовании современных электрофизиологических методик исследуются нейроны, нервные центры и их взаимодействие. Нейрофизиология подразделяется на общую, возрастную и клиническую. ***Общая нейрофизиология*** изучает закономерности функционирования нервной системы на разных уровнях. ***Возрастная нейрофизиология*** – это раздел, посвященный изучению возрастных и индивидуальных особенностей мозгового обеспечения высших нервных и психических процессов. ***Клиническая нейрофизиология*** изучает особенности функционирования мозга при патологических процессах. Она является прикладной нейрофизиологией, занимается наблюдением за функционированием нервной системы человека и предназначена для выявления степени поражения центральной нервной системы. Клиническая нейрофизиология основана на электрофизиологическом исследовании различных отделов нервной системы.

В нейрофизиологии выделяется ***экспериментальная нейрофизиология*** – это подход, использующий методы экспериментальной физиологии для исследования связей между функционированием и строением нервной системы. Большая часть исследований в экспериментальной нейрофизиологии проводится при изучении поведения здорового человека в лаборатории. Преимущество эксперимента с участием человека заключается в том, что можно использовать специфические функции нервной системы человека для исследования связей между нейроанатомией и психическими функциями.

Нейрофизиология как наука, изучающая функции нервной системы и ее основных структурных единиц – нейронов, тес-

но связана с нейроанатомией, нейробиологией, нейропсихологией, электрофизиологией и другими науками, занимающимися изучением мозга. Все эти науки имеют общий предмет исследования – головной мозг. Отличие нейрофизиологии состоит в том, что она занимается теоретической разработкой всей неврологии.

Нейроанатомия – область анатомии, изучающая строение нервной системы на всех иерархических уровнях: макроскопическом, микроскопическом и ультрамикроскопическом. Знание нейроанатомии необходимо для правильной постановки неврологического диагноза и точного определения места поражения, вызвавшего заболевание.

Нейробиология – наука, изучающая строение, функционирование, развитие, генетику, биохимию, физиологию и патологию нервной системы. В последнее время все чаще используется альтернативный термин «нейронаука» в связи с тем, что нейробиология сильнее проникает в сферы психологии.

Задача нейронауки состоит в том, чтобы объяснить поведение человека в терминах активности мозга, понять, как мозг управляет всеми миллионами отдельных нервных клеток, чтобы сформировать поведение, и как на эти клетки влияет окружающая среда. Нейронаука изучает нервную систему на различных уровнях: от молекулярного к клеточному, затем к системному уровню и, наконец, когнитивному (познавательному).

На *молекулярном уровне* основные вопросы нейронауки – механизмы, с помощью которых нейроны передают и отвечают на сигналы и как аксоны формируют сложные соединения. На этом уровне инструменты молекулярной биологии и генетики используются для того, чтобы понять, как нейроны развиваются и погибают, и как генетические изменения затрагивают биологические функции. Рассматриваются вопросы морфологии, молекулярной идентичности и физиологические особенности нейронов, а также взаимосвязь нейронной организации мозга с различными типами поведения человека. То, как нейроны и их связи изменяются за счет приобретения опыта, относится к физиологическому и познавательному уровням.

На *клеточном уровне* происходит объяснение механизмов восприятия сигналов дендритами, сомами и аксонами нейронов, а также передача их с помощью нейромедиаторов и потенциалов для дальнейшего преобразования в клетке.

На *системном уровне* рассматривается: использование анатомических и физиологических знаний для изучения таких физиологических функций, как рефлексы, сенсорная интеграция, координация двигательной системы, циркадный ритм, эмоциональные ответы, способность к обучению, память и т.д. (другими словами, механизмы поведения). Системный уровень анализирует вопросы специфических сенсорных и двигательных моделей: как устроено зрение человека? Как певчие птицы узнают новые песни, а летучие мыши ориентируются в пространстве с помощью ультразвука? Смежная научная область *нейроэтология* (изучение нервной системы как основы интерпретации поведения живых существ), в частности, обращается к вопросу, какие нервные процессы лежат в основе определенного поведения животных.

На *когнитивном уровне* нейронаука обращается к вопросам, как психологические функции сформированы нервной системой. Появление таких новых методов исследования, как нейровизуализация, электрофизиология и генетический анализ, объединенных со сложными экспериментальными методами познавательной психологии, позволяет неврологам и психологам обращаться к вопросам, как человеческое познание и эмоция соотносятся с картой определенных нервных схем.

Нейронаука также начинает объединяться с социальными науками, в результате чего выделилась нейропсихология.

Нейропсихология – междисциплинарное научное направление, лежащее на стыке психологии и нейронауки, нацеленное на понимание связи структуры и функционирования головного мозга с психическими процессами и поведением живых существ. Это направление создано известным советским ученым А.Р. Лурия и его учениками.

Нейрофизиология является основой неврологии, которая занимается вопросами возникновения заболеваний центральной и периферической нервной системы, а также изучает механизмы их развития, симптоматику и возможные способы диагностики, лечения и профилактики.

Современная нейрофизиология

На современном этапе задачи нейрофизиологии заключаются в изучении интегративной деятельности нервной системы, которое осуществляется посредством поверхностных

и вживленных электродов, а также температурных раздражителей нервной системы. Продолжается исследование клеточных механизмов нервной системы с помощью микроэлектродной техники. В некоторых исследовательских центрах уже проводятся работы по моделированию отдельных нейронов и нервных сетей. В настоящее время нейрофизиология тесно связана с такими науками, как нейрокибернетика, нейрохимия и нейробионика. С помощью нейрофизиологических методов (электроэнцефалография, миография, нистагмография и т.д.) осуществляется диагностика и лечение таких заболеваний, как инсульт, нарушение двигательного аппарата, эпилепсия, рассеянный склероз, а также редких нейропатологических заболеваний.

Нейрохимия изучает химический состав нервной ткани и особенности обмена веществ в ней. Результаты нейрохимии имеют важное значение для разработки практических вопросов нейрофармакологии, невропатологии и психиатрии.

Нейрокибернетика – научное направление, изучающее основные закономерности организации и функционирования нейронов и нейронных образований. Основным методом нейрокибернетики является математическое моделирование, при этом данные физиологического эксперимента используются в качестве исходного материала для создания моделей.

Одно из наиболее перспективных направлений нейрокибернетики – на стыке между психологией, биологией и информатикой – моделирование на основе нейронных сетей.

Нейрокибернетика имеет широкий спектр приложений – от медико-биологических разработок до создания специализированных нейрокомпьютеров. Термины «нейрокибернетика», «нейрокомпьютеры» вошли в научный обиход недавно – в середине 80-х гг. XX в. Однако электронные и биологические представления постоянно сравнивались на протяжении всей истории существования вычислительной техники.

Нейробионика – научное направление, изучающее возможность использования принципов строения и функционирования мозга с целью создания более совершенных технических устройств и технологических процессов.

Основными направлениями нейробионики являются изучение физиологии нервной системы человека и животных и моделирование клеток-нейронов и нейронных сетей. Это дает возможность совершенствовать и развивать архитектуру

электронной и вычислительной техники. Существуют теории, утверждающие, что развитие нейробионики будет основанием для создания искусственного интеллекта.

Нейрокомпьютер – устройство переработки информации на основе принципов работы естественных нейронных систем. В отличие от цифровых систем нейрокомпьютер имеет память и способен к обучению. В настоящее время созревает новое направление – биокомпьютинг, основанное на соединении биологических нейронов с электронными элементами. Эти разработки получили название «влажный продукт». Они основаны на технологии соединения биологических нейронов со сверхминиатюрными полевыми транзисторами с помощью нановолокон. Использование биокомпьютеров имеет очень широкое применение: управление в реальном времени (самолетами и ракетами, технологическими процессами непрерывного производства в энергетике, металлургии и др.); распознавание образов (сигналов радара и сонара, отпечатков пальцев, заболеваний по симптомам в медицине, местности в геологии, признаков опасности в системах безопасности); прогнозирование в реальном времени (погоды, политических событий, исхода лечения, курса акций, поведения противника в военном конфликте и в экономической конкуренции, устойчивости супружеских отношений); оптимизация – поиск наилучших вариантов (при конструировании, выборе экономической стратегии, подборе команды сотрудников, спортсменов, участников различных экспедиций); протезирование (создание «умных протезов» и усиление естественных функций); обнаружение телекоммуникационного мошенничества (перспективная технология в области защиты информации).

Развитие нейрофизиологии

Нейрофизиология изучает комплекс физиологических процессов, происходящих в головном мозге человека. Стоит сказать, что уже в древности возникли предпосылки к развитию науки о его строении. К примеру, древние исследователи полагали, что головной мозг человека представляет собой совокупность трех камер, заполненных жидкостью, которые осуществляют следующие основные функции: внимание, мышление и память.

Свидетельства первых трепанаций, хирургической практики сверления отверстия в черепе с целью лечения от головных болей, расстройств психики или уменьшения черепного давления относятся к временам неолита и были найдены в различных культурах во всем мире. В рукописях, имеющих возраст 5000 лет до н.э., есть указание, что египтяне располагали некоторыми знаниями о симптомах повреждений мозга.

Ранние представления о функции мозга состояли в том, что мозг считали наполнением черепа. В Египте мозг регулярно удалялся при подготовке к мумификации, так как в те времена были уверены: все знания хранятся в сердце. Представление о том, что сердце является источником сознания, не подвергалось критике длительный период времени. И только Алкмеон из Кротона, основатель Кротонской медицинской школы, считал что «все ощущения соединяются некоторым образом в мозгу»; для него «мозг – переводчик разума». Мозг и психическую активность связывал между собой и Гиппократ. С помощью мозга, считал он, мы думаем, видим, слышим, отличаем уродливое от прекрасного, плохое от хорошего, приятное от неприятного. В отношении же сознания, полагал Гиппократ, мозг является передатчиком. По его представлениям, пневма, содержащаяся в воздухе, извлекается из мозга легкими; часть пневмы поступает прямо в мозг, другая часть направляется в живот и легкие, а из легких добирается до сердца. Мозгу Гиппократ отводил роль железы, удаляющей из организма избыток жидкости. О роли мозга задумывался и Платон. «Чем мы мыслим – кровью, воздухом или огнем? Или же ни тем, ни другим и ни третьим, а это наш мозг вызывает чувство слуха, и зрения, и обоняния, а из них возникают память и представление, а из памяти и представления, когда они приобретут устойчивость, возникает знание?» – писал Платон. Как отмечал Е.А. Ромек, ошибочными были представления Аристотеля о мозге и его функциях, который считал мозг влажным, холодным, бескровным и нечувствительным телом и смеялся над теми философами, которые видели мозг центром ощущений. По представлениям Аристотеля, мозг – лишь холодильник для слишком жаркого сердца.

Герофил, ученый и личный врач Птолемея II, достаточно четко представлял строение мозга. Он первым обратил внимание на связь мозга с периферическими нервами. Последователь Герофила Эразистрат связал строение коры больших полушарий мозга с умственными способностями человека.

Клавдий Гален, предопределивший представления в области анатомии и физиологии на несколько столетий вперед, считал, что душа человека – первичная пневма – вдыхается с воздухом и попадает в сердце. В мозге же жизненная пневма превращается в психическую. Из мозга высшая психическая пневма поступает во все органы, осуществляя управление произвольными процессами и обеспечивая перенос ощущений в обратном направлении.

Догматизм и предрассудки, нетерпимость к иным точкам зрения надолго остановили развитие науки в средневековой Европе. Лишь ученые эпохи Возрождения сумели преодолеть многие взгляды средневековья. Однако вместе с тем представления о мозге практически не претерпели существенных изменений. Например, Андрей Везалий, обнаруживший 200 несоответствий, где мнения Галена расходились с действительностью, полагал, что жизненный дух находится в желудочках мозга.

Даже в XVIII в. ученые рассуждали о мозге как о железе́, вырабатывающей особый «драгоценный флюид», или «нервный сок». Продолжался активный поиск структур, отвечающих за различные функции организма. Со временем разные функции стали отождествлять с различными зонами мозга. Так, немецкий анатом И.Х. Майер предполагал, что кора головного мозга заведует памятью, белое вещество полушарий – воображением и суждениями, а в базальных областях мозга находится воля и осуществляется связь новых восприятий с предшествующим опытом. Координацию совместной деятельности различных областей мозга, считал этот ученый, осуществляют мозолистое тело и мозжечок.

Австрийский врач и анатом Ф.И. Галль (1758–1828) был убежден, что специфическая психическая активность влечет за собой соответствующие морфологические изменения: психическая активность увеличивает мозговые шишки, а те, в свою очередь, вызывают особые выпуклости черепа. Галль и его последователи выделили 37 психических способностей и соответствующее количество шишек. В их числе были такие, как зрительная и слуховая память, ориентация в пространстве, чувство времени и инстинкт продолжения рода, смелость, честолюбие, остроумие, скрытность, осторожность, самооценка, утонченность, надежда, любознательность, самолюбие, независимость, исполнительность, агрессивность, верность, податливость воспитанию, любовь к жизни и даже лю-

бовь к животным. Для своего времени Галль сделал серьезный шаг в вопросе о локализации сенсорных (чувствительных) и моторных (двигательных) зон мозга.

Французский физиолог и врач М. Флуранс, осуществивший ряд выдающихся открытий во время экспериментов на голубях и курах, при этом считал «резиденцией» души серое вещество поверхности полушарий.

Решающую роль в сближении психологии и естествознания сыграл выдающийся немецкий ученый – физиолог, психолог, врач, философ и языковед В. Вундт (1832–1920). Будучи учеником физиолога И. Мюллера (1801–1858), он сформулировал основной психофизический закон, который устанавливал четкую количественную зависимость между параметрами раздражителя и интенсивностью ощущений человека. В числе учеников Вундта был блестящий российский нейрофизиолог, нейроанатом, психиатр, невропатолог В.М. Бехтерев (1857–1927).

Первыми учеными, которые попытались объяснить все функции мозга на основе законов химии и физики, были ученики И. Мюллера Э. Дюбуа-Реймон (1818–1896) и Г. Гельмгольц (1821–1894).

Среди выпускников западных лабораторий был и «отец русской физиологии» И.М. Сеченов (1829–1905). После написания статьи «Попытка ввести физиологические основы в психические процессы», в которой высказывалась мысль о рефлекторной природе психических явлений, против ученого возбудили уголовное дело. Такие идеи были несовместимы с религиозно-моральными принципами того времени. В итоге статью И.М. Сеченова «Рефлексы головного мозга» опубликовали только в узковедомственном медицинском издании.

Перелом в понимании функций головного мозга наступил в XVIII в., когда философом и математиком Р. Декартом были сформулированы первые представления о рефлекторном принципе действия нервной системы человека. Он полагал, что нервы представляют собой полые трубки, по которым от головного мозга передаются животные духи к мышцам. Простейший рефлекс описывался Декартом следующим образом: ожог или какой-либо другой раздражитель служит стимулом, который запускает цепь реакций: «животный дух» направляется к головному мозгу, отражается от него и по соответствующим нервам (трубкам) идет к мышцам, раздувая их.

На основе концептуальных обобщений И. Прохазки в начале XIX в. физиологи направили свои основные усилия на изучение «рефлекторной дуги». Шотландский невролог Ч. Белл открывает явление перехода нервного импульса с афферентных (центростремительных) нервных путей на эфферентные – центробежные нервные пути.

В 30-х гг. XIX в. нейрофизиология рефлекторной дуги была широко исследована немецким физиологом И.П. Мюллером. Однако понимание рефлекса оставалось еще механическим: рефлекторная дуга понималась лишь как анатомический механизм, замыкающий внешнее воздействие на ответную реакцию. Физиологи еще не интересовались тем, что объединяет различные «дуги» в целостный поведенческий акт. Однако даже такое ограниченное понимание рефлекса активизировало исследование человеческой чувствительности и привело к открытию первых психофизиологических закономерностей.

Приступив к углубленному изучению работы органов чувств, физиологи столкнулись с необходимостью соотношения физического с физиологическими функциями организма.

В 40-х гг. XIX в. немецкий физиолог Э.Г. Вебер (1795–1878) установил существование зависимости между величиной (силой) внешнего раздражителя и вызываемым им ощущением. Было выявлено, что не всякое увеличение или уменьшение силы воздействия ведет к соответствующему изменению интенсивности ощущения. Для того чтобы интенсивность данного ощущения изменялась, сила раздражителя должна увеличиваться или уменьшаться на определенную постоянную величину. Так возник первый психофизический закон – закон Бугера – Вебера. Появилось понятие разностного порога чувствительности.

Современник Вебера немецкий физик и психолог Г.Т. Фехнер (1801–1887) установил логарифмическую зависимость силы ощущения от физической интенсивности раздражителя. Так возник закон Вебера – Фехнера.

По мере изучения формирования сложного зрительного образа появились первые предположения о связи сенсорной и двигательной деятельности. В длительной дискуссии о природе видения одни ее участники (нативисты) считали его прирожденным механизмом, другие (эмпиристы) – механизмом, приобретаемым в процессе упражнений, в которых двигательные и зрительные образы вступают в связь. Проблемы при-

рожденной обусловленности психической функции требовали прояснения.

В разрешение этих проблем значительный вклад внес немецкий естествоиспытатель Г. Гельмгольц. Фундаментальные исследования Г. Гельмгольца по физиологии органов чувств заложили основы современной физиологической психологии, позволили преодолеть существовавший до того времени разрыв между чувственными и интеллектуальными компонентами познавательного процесса. На основе опыта формируются, по выражению Г. Гельмгольца, «умозаключения глазом».

Решающим толчком к становлению нейрофизиологии как науки явилось открытие в начале XX в. структурной единицы мозга – нейрона.

Далее почти одновременно несколькими учеными были установлены любопытные факты: при пересечении задних спинномозговых корешков у подопытных животных исчезает чувствительность, при пересечении передних спинномозговых корешков наблюдаются двигательные расстройства. Таким образом, была установлена связь, в соответствии с которой задние корешки направляют импульсы к мозгу, а передние – к рабочим органам. Это позволило осуществить множество экспериментов, способствующих подробному изучению деятельности нервной системы человека. Важным этапом в развитии нейрофизиологии по праву считается открытие И.М. Сеченовым в 1863 г. центрального торможения. В дальнейшем исследователи при изучении функциональных отделов нервной системы вывели несколько важных закономерностей, построенных на рефлексии. Ф.В. Овсянников определил роль ствола головного мозга и его влияние на сердечно-сосудистую деятельность и дыхание, а Л. Лючиани – роль мозжечка.

Однако поистине революционным открытием в нейрофизиологии считается теоретическое обоснование И.П. Павловым основ учения об условных рефлексах и практическая их реализация. Он показал пути и возможности экспериментального изучения функций коры больших полушарий, играющих ключевую роль в сложных процессах психической деятельности, ввел в практику хронический эксперимент, позволяющий изучать деятельность практически здорового организма. Ученым было установлено, что в основе психической деятельности лежат физиологические процессы, проис-

ходящие в коре головного мозга. Исследования И.П. Павловым физиологии высшей нервной деятельности (второй сигнальной системы, типов нервной системы, локализации функций, системности работы больших полушарий и др.) оказали большое влияние на развитие физиологии, медицины, психологии и педагогики.

Позднее был изучен механизм деятельности нервных клеток, а также суть торможения и возбуждения. Так, российский ученый Н.Е. Введенский использовал обычный телефонный аппарат, а А.Ф. Самойлов – струнный гальванометр. Все эти изобретения были применены позже для изучения нейромоторных единиц.

Исследования И.М. Сеченова и И.П. Павлова продолжил и развил советский ученый П.К. Анохин. В своих трудах по нейрофизиологии он рассмотрел механизмы условного рефлекса и внутреннего торможения, онтогенеза нервной системы. П.К. Анохиным и его учениками показано, что главным условием формирования целенаправленного поведения является возможность достижения биологически важного результата действия. Ученый изучал деятельность целостного организма на основе разработанной им теории функциональных систем, которая внесла вклад в развитие системного подхода в биологии и кибернетике.

Наряду с этим в нейрофизиологии возникло направление, ставившее своей задачей изучение механизма деятельности нервных клеток и природы возбуждения и торможения. Этому способствовали открытие и разработка методов регистрации *биоэлектрических потенциалов.* Регистрация электрической активности нервной ткани и отдельных нейронов дала возможность объективно и точно судить о том, где появляется соответствующая активность, как она развивается, куда и с какой скоростью распространяется по нервной ткани. Особенно способствовали изучению механизмов нервной деятельности работы Г. Гельмгольца, Э. Дюбуа-Реймона, Л. Германа, Э. Пфлюгера, а в России – Н. Введенского, использовавшего для изучения электрических реакций нервной системы телефон (1884). В. Эйнтховен, а затем и А.Ф. Самойлов точно зарегистрировали краткие и слабые электрические реакции нервной системы с помощью струнного гальванометра. Американские ученые Г. Бишоп, Дж. Эрлангер и Г. Гассер (1924) ввели в практику электронные усилители и осциллографы. Эти технические достижения были использованы затем для исследования дея-

тельности отдельных нейромоторных единиц (электромиография), регистрации суммарной электрической активности коры больших полушарий (электроэнцефалография).

В современной нейрофизиологии одной из основных задач является изучение интегративной деятельности нервной системы, которое проводится методами перерезок и удаления различных ее отделов, отведения их электрических потенциалов с помощью поверхностных и вживленных электродов, электрических и температурных раздражений нервных структур и т.д.

Одновременно развивается детальное изучение клеточных механизмов деятельности нервной системы, при котором широко применяется *микроэлектродная техника*, позволяющая отводить электрические реакции и от отдельных нервных клеток центральной нервной системы. Микроэлектроды могут быть введены даже внутрь нейрона, продолжающего при этом некоторое время нормально функционировать. Такими методами получены сведения о том, как развиваются процессы возбуждения и торможения в различных типах нейронов, каковы внутриклеточные механизмы этих процессов, как осуществляется переход активности от одной клетки на другую. Для изучения нервной системы параллельно начали применять электронную микроскопию, с помощью которой получены подробные картины ультраструктуры центральных нейронов и межнейронных связей. Указанные технические достижения позволили нейрофизиологам перейти к прямому изучению способов кодирования и передачи информации в нервной системе, а также к разработке методов активного вмешательства в деятельность нервных клеток различными физическими средствами. Развивается направление по моделированию нервных сетей, базирующееся на сведениях, полученных в прямых экспериментах на нервной системе.

В течение трех последних десятилетий развитие нейрофизиологии шло особенно быстрыми темпами. В настоящее время эта область привлекает к себе внимание не только специалистов-медиков, но и широкого круга ученых – биологов, физиков, математиков, химиков. Подобный интерес определяется в первую очередь полным признанием идеи нервизма в физиологии, новыми задачами и перспективами, вставшими перед смежными науками – психологией и психиатрией, невропатологией и нейроморфологией, психо- и нейрофармако-

логией, а также возникновением таких новых областей знания, как биокибернетика и бионика.

Значительно изменились методические приемы и оснащение современных нейрофизиологических исследований. Это позволило, с одной стороны, углубить анализ, расширив сферу изучения вплоть до элементарных структур и молекулярных процессов, а с другой – получить представление о функциональной организации основных форм нервной деятельности. Современная нейрофизиология тесно связана с нейрокибернетикой, нейрохимией, нейробионикой.

Развитие нейрофизиологии помогает ученым глубже понять процессы, протекающие в мозге человека во время различных действий. Исследователи могут применять полученные результаты в других областях деятельности человека (например, логика и рациональность в обслуживании человека различными автоматизированными системами). В ближайшее время ученым станет доступна детальная схема функционирования всего массива нейронов мозга человека и будет возможным составление алгоритма процесса мышления и осознания, что впоследствии может быть применимо и в других областях исследований.

На современном этапе задачей нейрофизиологии является изучение интегративной деятельности центрального и вегетативного отделов нервной системы. Получение сигналов осуществляется самыми различными способами: непосредственно с поверхности головы или с биологически активных точек на поверхность кожи, с применением поверхностных электродов, разного рода раздражителей периферических и центральных отделов и т.д.

Развитие этого направления в ближайшем будущем позволит не только осуществлять диагностику и лечение широкого спектра заболеваний головного мозга и вегетативной нервной системы, различных нейропатологических синдромов, но и находить для них альтернативные сферы применения. Например, использование биопотенциалов головного мозга уже сегодня применяется для управления компьютером и другими устройствами, для набора текстов посредством биологической обратной связи и многого другого.

В заключение следует сказать, что за последние десятилетия изучение человеческого мозга встало на более солидную научно-эмпирическую базу. Не случайно период 1990–1999 гг.

был объявлен «Десятилетием мозга» в международном масштабе.

Развитие нейрофизиологии в Беларуси

В нашей стране центром нейрофизиологических исследований является Институт физиологии Национальной академии наук Беларуси, созданный в 1953 г. под руководством академика И.А. Булыгина. Основным направлением его деятельности было развитие кортиковисцеральной физиологии. Коллектив института, продолжая и развивая идеи классиков физиологии, основываясь на современных достижениях мировой нейрофизиологии, сформировал оригинальное направление исследований белорусских физиологов, касающееся механизмов интероцептивных рефлексов. В результате сравнительного изучения интероцептивных рефлексов было выдвинуто положение о целостной интегративной реакции организма (И.А. Булыгин, 1966). Разработка этого положения привела к выявлению механизмов центростремительных связей рецептивных полей, позволила определить уровни замыкания интероцептивных рефлексов, степени и формы централизации и кортиколизации.

Важным направлением исследований нейрофизиологов института стало установление кольцевых связей внутренних органов с центральной нервной системой. Сотрудниками был доказан принцип множественности центростремительных путей внутренних органов, вступающих в ЦНС на различных уровнях, а также принцип двойной воронки: от каждого органа в ЦНС идет веер путей к различным ее отделам и, наоборот, в каждый отдел ЦНС направляются пути от многих органов.

С использованием комплекса современных электрофизиологических, фармакологических, биохимических, электронно-микроскопических методов исследования отечественными учеными была подробно изучена интегративно-координационная функция вегетативных ганглиев.

В 80-х гг. XX в. в Институте физиологии был успешно экспериментально обоснован новый принцип структурно-функциональной организации нервной системы, ее периферической и центральной части – принцип единства и взаимосвязи явлений дивергенции и конвергенции в нервной деятельности.

Полученные сотрудниками многочисленные экспериментальные данные позволили сформулировать новые представления о структурно-функциональной организации вегетативной нервной системы и оценить механизмы висцерокортикальных связей.

В настоящее время в научном учреждении проводятся исследования в области экспериментальной и клинической нейрофизиологии, создана лаборатория нейрофизиологии. Ученые института нашли новые пути изучения функций головного мозга. Исследуя особенности обмена информацией между клетками головного мозга, сотрудники лаборатории особое внимание уделили изучению межклеточного матрикса нервной ткани. Изменение функционального состояния отдельных элементов матрикса приводит к изменению взаимодействий между нейронами. Эта закономерность открывает новые возможности в познании функций мозга, результаты экспериментов в данной сфере могут стать основой для создания принципиально новых лекарственных препаратов, которые смогут помочь в лечении эпилепсии, паркинсонизма, депрессии. Новые подходы к исследованию функций мозга и межклеточных коммуникаций в нем помогут белорусским ученым сделать новые научные открытия, важные для медицины и фармакологии.

Методы исследования в нейрофизиологии

Функции нервной системы изучают с использованием традиционных классических для общей физиологии методов и специальных методических подходов, призванных выявить специфические функции нервных образований, выполняющих роль главной управляющей и информационной системы в организме. В соответствии с двумя принципиально различными методическими подходами к изучению физиологических функций нервной системы организма различают методы экспериментальной и теоретической нейрофизиологии.

К числу экспериментальных методов классической физиологии относятся приемы, направленные на активацию, или стимуляцию, и подавление, или угнетение, функции данного нервного образования. Способы активирования изучаемого органа сводятся к раздражению его адекватными (или неадекватными) стимулами. Адекватное раздражение достигается

либо специфическим раздражением соответствующих рецептивных входов рефлексов, либо электрическим раздражением проводникового или центрального отдела рефлекторной дуги, имитирующим нервные импульсы. Среди неадекватных стимулов наиболее распространенным является раздражение различными химическими веществами.

Метод раздражения заключается в том, что на определенные структуры ЦНС наносят раздражение электрическим током или химическими веществами. Электрическая стимуляция мозга осуществляется через введенные в него электроды в «острых» опытах на животных или во время хирургических операций. У человека электрическая стимуляция мозга применяется для изучения связи между психическими процессами и функциями и отделами мозга. Так, например, можно изучать физиологические основы речи, памяти, эмоций.

Метод раздражения различных участков ЦНС электрическим током обычно выполняется с использованием стереотаксической техники. Она предусматривает введение электродов в мозг человека или животного в строго определенные участки и на определенную глубину через отверстия, просверленные в черепе.

В лабораторных и клинических условиях применяется метод микрополяризации, т.е. пропускание слабого постоянного тока через отдельные участки коры головного мозга. При этом электроды прикладываются к поверхности черепа в области стимуляции. Локальная микрополяризация не разрушает ткань мозга, а лишь оказывает влияние на сдвиги потенциала коры в стимулируемом участке, поэтому она может быть использована в психофизиологических исследованиях.

При изучении механизма действия различных химических веществ на нейроны мозга, в том числе наркотиков в опытах на животных, используется введение этих веществ через специальную канюлю в соответствующие участки мозга.

Подавление функции вплоть до полного выключения достигается частичным или полным удалением (экстирпацией), разрушением изучаемого нервного образования, кратковременным блокированием передачи возбуждения под действием химического вещества, холодового фактора или анода постоянного тока (анэлектротон, распространяющаяся депрессия), денервацией органа.

Методы удаления **(*экстирпации*) и *разрушения* (*повреждения*)** определенных участков центральной нервной си-

стемы для установления их функций в обеспечении поведения – один из наиболее старых и распространенных методов изучения физиологических основ поведения. В ряде случаев эти методы применяют в клинических условиях с лечебной целью, т.е. по медицинским показаниям. С их помощью можно удалить очаг, вызывающий эпилептические припадки. Пионером в данном направлении был У. Пенфильд. В России этот метод нашел применение в клинике академика Н.П. Бехтеревой при лечении ряда форм патологии ЦНС, в том числе при болезни Паркинсона. Конечно, использование подобного метода для лечения человека имеет целый ряд ограничений. В последние годы с лечебными целями в клинике проводится разделение полушарий путем рассечения межполушарной связки, т.е. мозолистого тела (коллозиотомия).

Развитие и совершенствование электронной и усилительной техники значительно повышают возможности метода регистрации и анализа электрических проявлений деятельности нервных структур. Регистрация электрических потенциалов головного мозга (электроэнцефалография) с последующим автоматизированным анализом с помощью средств вычислительной техники становится одним из важнейших методов исследования в нейрофизиологии мозга. Развитие микротехники отведения электрических потенциалов отдельных нервных клеток или даже частей клетки (микроэлектродная техника) за последние два-три десятилетия существенно обогатило ценными экспериментальными фактами физиологию мозга.

Методы регистрации электрической активности структур мозга применяются при исследовании функций ЦНС и ее высших отделов – коры больших полушарий. Используют разнообразные методы, в том числе методы внутриклеточного и внеклеточного отведения электрической активности отдельных нейронов, а также методы внеклеточного отведения суммарной электрической активности мозга (например, метод энцефалографии, или ЭЭГ).

При изучении биофизических аспектов деятельности нервных клеток и исследовании нейрогуморальных регуляторных систем широко используются радиоизотопные методы.

Классический условно-рефлекторный метод изучения функции коры большого мозга в современной нейрофизиологии успешно применяется в комплексном анализе механизмов обучения, становления и развития адаптивного поведения в сочетании с методами электроэнцефалографии, электроней-

ронографии, нейро- и гистохимии, психофизиологии, способствуя более полному представлению физиологической сущности протекающих в мозге процессов.

Метод условных рефлексов, предложенный И.П. Павловым, позволяет исследовать разнообразные аспекты вегетативной нервной системы, в том числе способность к выработке условных рефлексов. Благодаря методу условных рефлексов были установлены основные закономерности работы первой и второй сигнальных систем, изучены механизмы формирования условных рефлексов, внутреннего торможения, исследованы процессы анализа и синтеза, а также явлений иррадиации и концентрации процессов возбуждения и торможения в коре больших полушарий. Именно с помощью метода условных рефлексов И.П. Павлову удалось дать характеристику основных свойств нервной системы и тем самым объективизировать выделение базовых типов вегетативной нервной системы. В современной нейрофизиологии данный метод применяется в комплексе с другими методами при исследовании механизмов обучения, становления и развития адаптивного поведения, способствуя тем самым более полному представлению о протекающих в мозге физиологических процессах. В клинической практике метод условных рефлексов используется в диагностических и лечебных целях.

Методы исследования ВНД. Для оценки состояния ВНД используют разнообразные инструментальные и неинструментальные методики, в том числе электроэнцефалографию (ЭЭГ) в различных ее вариантах, магнитоэнцефалографию, компьютерную томографию, ядерно-магниторезонансную томографию мозга, позитронно-эмиссионную трансаксиальную томографию и функционально-магниторезонансную томографию, методы регистрации электрической активности кожи, или кожно-гальванической реакции (КГР), методы регистрации работы отдельных систем и органов, методы тестов, корректурных проб и специализированных опросников, метод моделирования. Кроме того, применяется ряд методических приемов, позволяющих охарактеризовать отдельные свойства нервной системы, в том числе такие, как функциональная подвижность, или лабильность.

Выявлению патологии помогают различные методы исследования головного мозга: электроэнцефалография, компьютерная томография мозга, ядерно-магниторезонансная,

позитронно-эмиссионная трансаксиальная и функционально-магниторезонансная томография.

Электроэнцефалография – это метод регистрации и анализа биоэлектрической активности мозга.

Регулярная электрическая активность мозга может быть зафиксирована уже у плода и прекращается только со смертью. Даже при глубокой коме и наркозе наблюдается особая характерная картина мозговых волн.

Основной задачей использования электроэнцефалографии в клинической психиатрии является дифференциальная диагностика и уточнение природы психических расстройств, прежде всего выявление или исключение признаков органического поражения ЦНС – эпилепсии, опухолей и травм мозга, нарушений мозгового кровообращения и метаболизма, нейродегенеративных процессов. В психиатрии электроэнцефалография широко применяется для исследования нейрофизиологических механизмов психических расстройств, объективной оценки функционального состояния тех или иных структур и систем мозга, а также изучения механизма действия психотропных препаратов.

Компьютерная томография мозга (***КТМ***) проводится с использованием томографа или специализированного нейротомографа. Она позволяет прижизненно получить точные и детальные изображения изменений плотности мозгового вещества человека на основе применения рентгеновского излучения и компьютерной обработки результатов анализа. Компьютерная томография мозга помогает определить местоположение опухоли, получить представления о распределении регионального мозгового кровотока и интенсивности обмена веществ в различных структурах головного мозга. О высокой разрешающей способности метода говорит тот факт, что определение максимально активизированных участков мозга может осуществляться с точностью до 1 мм. ***Ядерно-магниторезонансная*** (***ЯМР***), ***позитронно-эмиссионная трансаксиальная и функционально-магниторезонансная томография мозга*** являются более совершенными вариантами компьютерной томографии мозга, в которых используется эффекты ядерного магнитного резонанса (ЯМР-томография), позитронно-эмиссионной томографии (ПЭТ) и функционального магнитного резонанса (ФМР). Эти методы относятся к наиболее перспективным способам неинва-

зивного комплексного изучения структуры, метаболизма и кровотока мозга.

При ЯМР-томографии получение изображения основано на определении в мозговом веществе распределения плотности ядер водорода (протонов) и на регистрации некоторых их характеристик с помощью мощных электромагнитов, расположенных вокруг тела человека.

Преимущество ЯМР-томографии заключается в отсутствии ионизирующего излучения. С его помощью можно получить четкие изображения «срезов» мозга в различных плоскостях.

Позитронно-эмиссионная трансаксиальная томография (ПЭТ-сканирование) сочетает возможности компьютерной томографии мозга и радиоизотопной диагностики, для которой используются ультракороткоживущие позитронизлучающие изотопы, или «метки», которые вводятся через дыхательные пути или внутривенно. С помощью ПЭТ измеряют региональный мозговой кровоток и метаболизм глюкозы или кислорода в отдельных участках головного мозга. ПЭТ позволяет осуществлять прижизненное картирование на «срезах» мозга регионального обмена веществ и кровотока.

Метод функционального магнитного резонанса (ФМР) – это вариант совмещения метода ЯМР с измерением мозгового метаболизма с помощью позитронно-эмиссионной томографии. Его применение расширяет возможности прижизненного исследования структурных и функциональных особенностей мозга.

При ***магнитоэнцефалографии*** **(*МЭГ*)** регистрация магнитной составляющей электромагнитного поля головного мозга стала осуществляться относительно недавно в связи с успехами физики низких температур и сверхчувствительной магнитометрии. Это бесконтактный метод исследования функции мозга. Физическая сущность МЭГ заключается в регистрации сверхслабых магнитных полей, возникающих в результате протекания в головном мозге электрических токов.

Принципиальной особенностью магнитного поля по сравнению с электрическим полем является то, что череп и мозговые оболочки практически не оказывают влияния на его величину, будучи как бы «прозрачными» для магнитных силовых линий. Это позволяет регистрировать активность не только наиболее поверхностно расположенных корковых структур

(как в случае ЭЭГ), но и глубоких отделов мозга с достаточно высоким соотношением сигнал/шум.

Несмотря на кажущиеся преимущества МЭГ не является конкурентом электроэнцефалографии, а рассматривается как дополнительный метод исследования мозга, имеющий и некоторые недостатки. В основном МЭГ регистрирует активность нейронов, лежащих в бороздах, тогда как ЭЭГ отражает активность большей части корковых нейронов как в бороздах, так и на поверхности мозговых извилин.

***Реоэнцефалография* (*РЭГ*)** – простой метод оценки кровенаполнения основных снабжающих мозг артерий. Представляет собой измерение сопротивления между электродами, особым образом расположенными на поверхности головы.

По характеру кривой РЭГ можно косвенно судить об общем состоянии кровоснабжения зон мозга, о состоянии сосудистого тонуса.

Ультразвуковые методы исследования основаны на принципах ультразвуковой эхолокации и позволяют определить смещения структур головного мозга, расширение мозговых желудочков, выявить признаки внутричерепной патологии. В связи с широким внедрением таких методов исследования, как рентгеновская компьютерная томография, магниторезонансная томография, диагностическое значение этого метода уменьшилось, но простота исследования определяет его дальнейшее применение, особенно для массовых обследований.

Комбинированное использование основных электрофизиологических и компьютерно-томографических методов исследования может значительно повысить качество психиатрической диагностики и помочь выяснить мозговые механизмы психической патологии.

В познании механизмов работы мозга в последнее время возрастает роль методов теоретической физиологии, в частности методов моделирования (физического, математического, концептуального). Под моделью обычно понимают искусственно созданный механизм, имеющий определенное подобие с данным рассматриваемым механизмом. Модель как исследовательский инструмент отражает наиболее существенные черты моделируемого объекта, не перегружая его подробными деталями, тем самым несколько упрощая объект исследования. Одним из постулатов теоретической нейрофизиологии является утверждение о сходстве по аналогии. Два

механизма считаются аналогичными, если органы, соответствующие один другому, выполняют одну и ту же функцию. Из аналогии двух механизмов делается заключение о том, что функции одного механизма присущи и другому, у которого наличие таких функций экспериментально еще не установлено.

В системе научного познания деятельности мозга трудно переоценить роль таких методов теоретической нейрофизиологии, как выдвижение, обоснование и проверка, верификация рабочей гипотезы. Практически использование любого метода физиологического исследования неразрывно связано с выдвижением и разработкой гипотезы – некоторого предположения, являющегося логическим развитием системы суждений и умозаключений, призванных объяснить имеющийся материал наблюдений и экспериментов. С учетом трудности, порой и недопустимости прямых экспериментальных вмешательств в структуры мозга человека становится понятной чрезвычайно важная роль теоретического метода в физиологии мозга.

Мы рассмотрели электроэнцефалографию, вызванные потенциалы, магнитоэнцефалографию, реоэнцефалографию и ультразвуковые методы исследования, а также методы теоретической физиологии, которые позволяют прямо или косвенно оценивать функциональное состояние ЦНС.

Глава 1. ФИЛОГЕНЕЗ И ОНТОГЕНЕЗ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Этапы развития нервной системы

В процессе эволюции нервной системы происходило совершенствование, с одной стороны, ее отдельных элементов, в том числе нервных клеток, а с другой – ее общих физиологических свойств. Все это вместе обеспечивало расширение адаптационных возможностей организма. Поэтому выделяют три этапа в развитии нервной системы и, соответственно, три ее типа: диффузную – у кишечнополостных, узловую – у членистоногих и трубчатую – у позвоночных.

Диффузная, или сетевидная, нервная система. Первым этапом ее развития было формирование нервной системы диффузного типа, нервные клетки которой мало напоминают нейроны позвоночных. Ядро в них не дифференцировано, количество отростков невелико, их длина незначительна. Передача возбуждения от нейрона к нейрону осуществляется не только с помощью синапсов, но и через протоплазматические мостики. Нейроны слабо дифференцированы по функции. Скорость распространения возбуждения по нервным волокнам предельно низкая и составляет сотые и десятые доли метра в секунду. Основными особенностями нервной системы диффузного типа являются неопределенность связей, отсутствие четко выраженных входов и выходов, ненадежность функционирования.

Узловая нервная система. Нейроны узлового типа нервной системы коренным образом отличаются от элементов диффузного типа. На этом этапе филогенеза произошли количественные и качественные изменения нейронов – возросло их общее число и увеличилось количество вариаций нейронов, отличающихся по размеру, форме и числу отростков. Формирование нервных узлов привело к обособлению и структурной дифференцировке трех основных видов нейронов – афферентных (чувствительных), ассоциативных (вставочных) и эфферентных (двигательных).

В пределах нервной системы узлового типа (у насекомых, ракообразных) имеются также нервные волокна, покрытые многослойной оболочкой, которая напоминает миелиновую оболочку у нервных волокон позвоночных. Скорость проведе-

ния в этих волокнах намного выше, чем в аксонах такого же диаметра беспозвоночных, но меньше, чем у миелинизированных аксонов большинства позвоночных. Перехваты Ранвье здесь короче, чем у позвоночных. Именно этим обусловлена меньшая скорость распространения возбуждения по сравнению с аналогичным волокном у позвоночных. Как известно, механизм сальтаторного (скачкообразного) проведения возбуждения – довольно позднее эволюционное приобретение. Такой способ проведения возбуждения характерен лишь для позвоночных животных, имеющих нервную систему трубчатого типа.

Трубчатая нервная система. Нервная система трубчатого типа – высший этап структурной и функциональной эволюции нервной системы. Все позвоночные имеют центральную нервную систему в виде нервной трубки, оканчивающейся головным мозгом. На уровне млекопитающих развивается кортиколизация – процесс формирования новой коры и экранных структур.

Центральная нервная система позвоночных состоит из спинного и головного мозга. Трубчатый вид имеет только спинной мозг. Головной мозг, развиваясь как передний отдел нервной трубки и проходя стадии мозговых пузырей, к моменту созревания претерпевает значительные конфигурационные изменения при существенном нарастании объема.

Спинной мозг при своей морфологической непрерывности в значительной степени сохраняет принцип сегментарности и метамерности брюшной нервной цепочки узловой нервной системы. Так, простые сухожильные рефлексы сохраняются в случае целости только 2–3 сегментов спинного мозга, замыкающих эту рефлекторную дугу. С другой стороны, чрезвычайно развитый аппарат связей внутри спинномозговых путей обеспечивает целостность и разнообразие спинномозговых рефлексов. Среди них имеются сложные цепные рефлексы (шагательный), вовлекающие в процесс возбуждения практически весь спинной мозг. В процессе эволюции позвоночных животных вместе с прогрессирующим усложнением структуры и функции спинного мозга нарастает его зависимость от головного. Это хорошо видно на примере спинального шока, проявляющегося в торможении деятельности спинного мозга после отделения его от головного мозга. Такое торможение деятельности спинного мозга обусловлено в первую очередь прекращением нисходящих корригирующих влияний

со стороны головного мозга. Чем сильнее эти влияния, тем более глубокие и длительные последствия их прекращения.

Процесс цефализации, т.е. совершенствования структуры и функций головного мозга, у млекопитающих дополняется кортиколизацией – формированием коры больших полушарий и совершенствованием ее функций. Если на уровне стволовых отделов и базальных ганглиев переднего мозга нейроны сгруппированы в виде отдельных специализированных ганглиев или ядер, то кора дает примеры совершенно новых принципов структурной и функциональной организации. Построенная по экранному принципу кора больших полушарий содержит не только специфические проекционные, но и значительные по площади ассоциативные зоны. Последние служат для корреляции различных сенсорных влияний, их интеграции с прошлым опытом для того, чтобы по моторным путям передать сформированные паттерны (рисунки) возбуждения и торможения для реализации поведенческих актов.

В отличие от ганглионарных структур кора головного мозга обладает рядом свойств, характерных только для нее. Важнейшее из них – чрезвычайно высокая пластичность и надежность, как структурная, так и функциональная. Изучение этих свойств центральной нервной системы в эволюции позвоночных позволило обосновать вероятностно-статистический принцип организации высших функций мозга. Данный принцип в наиболее яркой форме выступает в коре головного мозга, являясь одним из приобретений прогрессивной эволюции.

Онтогенез нервной системы

Нервная система плода начинает развиваться на ранних этапах эмбриональной жизни. Из наружного зародышевого листка – эктодермы – по спинной поверхности туловища эмбриона образуется утолщение – нервная трубка. Головной конец этой трубки развивается в головной мозг, остальная часть – в спинной мозг.

У недельного эмбриона намечается незначительное утолщение в оральном (ротовом) отделе нервной трубки. На 3-й неделе зародышевого развития в головном отделе нервной трубки образуются три первичных мозговых пузыря (передний, средний и задний), из которых развиваются главные отделы головного мозга – конечный, средний, ромбовидный.

В последующем передний и задний мозговые пузыри расчленяются каждый на два отдела, в результате чего у 4–5-недельного эмбриона образуется пять мозговых пузырей: 1) конечный (телэнцефалон); 2) промежуточный (диэнцефалон); 3) средний (мезэнцефалон); 4) задний (метэнцефалон); 5) продолговатый (миелэнцефалон) (рис. 1). В последующем из конечного мозгового пузыря развиваются полушария головного мозга и подкорковые ядра; из промежуточного пузыря – промежуточный мозг (зрительные бугры, подбугорье); из среднего пузыря – средний мозг (четверохолмие, ножки мозга, сильвиев водопровод); из заднего пузыря – мост мозга (варолиев мост) и мозжечок; из продолговатого пузыря – продолговатый мозг. Задняя часть миелэнцефалона плавно переходит в спинной мозг.

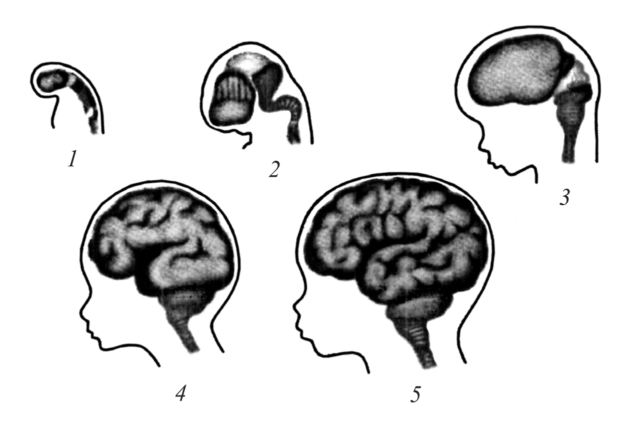

Рис. 1. Последовательные стадии развития головного мозга из трех пузырей (*1–5*)

Из полостей мозговых пузырей и нервной трубки образуются желудочки головного мозга и канал спинного мозга. Полости заднего и продолговатого мозговых пузырей превращаются в IV желудочек; полость среднего мозгового пузыря – превращается в узкий канал (водопровод мозга, сильвиев водопровод), который сообщает между собой III и IV желудочки; полость промежуточного пузыря – в III желудочек, а полость конечного пузыря – в два боковых желудочка. Посредством парного межжелудочкового отверстия III желудочек сообщается с каждым боковым желудочком;

IV желудочек – с каналом спинного мозга. В желудочках и спинномозговом канале циркулирует спинномозговая жидкость.

Нейроны развивающейся нервной системы посредством своих отростков устанавливают связи между различными отделами головного и спинного мозга. Чувствительные нейроны заканчиваются рецепторами – периферическими окончаниями, воспринимающими раздражение; двигательные нейроны заканчиваются синапсами – контактными образованиями нервного волокна с мышцей.

К 3-му месяцу внутриутробного развития выделяются основные части центральной нервной системы: большие полушария и ствол мозга, мозговые желудочки, а также спинной мозг. К 5-му месяцу дифференцируются основные борозды коры больших полушарий, однако кора остается еще недостаточно развитой. На 6-м месяце отчетливо выявляется функциональное превалирование высших отделов нервной системы плода над нижележащими отделами.

Головной мозг новорожденного имеет относительно большую величину, масса его в среднем составляет 1/8 массы тела, т.е. около 400 г, причем у мальчиков она несколько больше, чем у девочек. У новорожденного хорошо выражены борозды, крупные извилины, однако их глубина и высота невелики. Мелких борозд относительно мало, они появляются постепенно в течение первых лет жизни. К 9 месяцам первоначальная масса мозга удваивается и к концу первого года составляет 1/11–1/12 массы тела. К 3 годам масса головного мозга по сравнению с массой его при рождении утраивается, к 5 годам она составляет 1/13–1/14 массы тела. К 20 годам первоначальная масса мозга увеличивается в 4–5 раз и составляет у взрослого человека всего 1/40 массы тела. Рост мозга происходит в основном за счет миелинизации нервных волокон и увеличения размера имеющихся уже при рождении примерно 20 млрд нервных клеток. Наряду с ростом головного мозга меняются пропорции черепа.

Мозговая ткань новорожденного малодифференцированна. Корковые клетки, подкорковые узлы, пирамидные пути недоразвиты, плохо дифференцируются на серое и белое вещество. Нервные клетки плода и новорожденного расположены концентрированно на поверхности больших полушарий и в белом веществе мозга. С увеличением поверхности головного мозга нервные клетки мигрируют в серое вещество; концен-

трация их от общего объема мозга уменьшается. В то же время плотность мозговых сосудов увеличивается.

У новорожденного затылочная доля коры больших полушарий имеет относительно большие размеры, чем у взрослого. Количество полушарных извилин, их форма, топографическое положение претерпевают определенные изменения по мере роста ребенка. Наибольшие изменения происходят в течение первых 5–6 лет и заканчиваются лишь к 15–16 годам. Боковые желудочки мозга сравнительно широкие. Соединяющее оба полушария мозолистое тело тонкое и короткое. В течение первых пяти лет оно становится толще и длиннее и к 20 годам достигает окончательных размеров.

Мозжечок у новорожденного развит слабо, расположен высоко, имеет продолговатую форму, малую толщину и неглубокие борозды. Варолиев мост постепенно, по мере роста, перемещается к скату затылочной кости. Продолговатый мозг новорожденного расположен более горизонтально, черепно-мозговые нервы – симметрично на основании мозга.

В послеродовом периоде претерпевает изменения и спинной мозг. По сравнению с головным мозгом спинной мозг новорожденного имеет более законченное морфологическое строение и оказывается более совершенным в функциональном отношении.

Спинной мозг новорожденного относительно длиннее, чем у взрослого. В дальнейшем рост спинного мозга отстает от роста позвоночника, в связи с чем его нижний конец «перемещается» кверху. Спинной мозг растет приблизительно до 20 лет, его масса увеличивается за это время примерно в 8 раз.

Окончательное соотношение спинного мозга и позвоночного канала устанавливается к 5–6 годам. Рост спинного мозга наиболее выражен в грудном отделе. Шейное и поясничное утолщения спинного мозга начинают формироваться в первые годы жизни ребенка. В этих утолщениях сконцентрированы клетки, иннервирующие верхние и нижние конечности. С возрастом отмечается увеличение количества клеток в сером веществе спинного мозга, наблюдается и изменение их микроструктуры. Спинной мозг имеет густую сеть венозных сплетений, что объясняется относительно быстрым ростом вен спинного мозга по сравнению с темпами его роста.

От краевых отделов нервной трубки отделяется некоторое количество эктодермальных клеток, развивающихся в нерв-

ный гребень. Из клеток этого гребня образуются практически все компоненты периферической нервной системы.

Периферическая нервная система новорожденного недостаточно миелинизирована, пучки нервных волокон редкие, распределены неравномерно. Процессы миелинизации происходят неравномерно в различных отделах. Миелинизация черепно-мозговых нервов наиболее активно осуществляется в течение первых 3–4 месяцев и заканчивается к году. Миелинизация спинномозговых нервов продолжается до 2–3 лет. Вегетативная нервная система функционирует с момента рождения. В дальнейшем отмечаются слияние отдельных узлов и образование мощных сплетений симпатической нервной системы.

На ранних этапах эмбриогенеза между различными отделами нервной системы формируются четко дифференцированные, «жесткие» связи, создающие основу для жизненно необходимых врожденных реакций. Набор этих реакций (пищевые, дыхательные и защитные) обеспечивает первичную адаптацию после рождения.

Возрастная эволюция мозга и принципы ее гетерохронности

Во время онтогенетического развития мозг человека претерпевает значительные изменения. В анатомическом отношении мозг новорожденного и мозг взрослого человека существенно отличаются. Это значит, что в процессе индивидуального развития происходит возрастное эволюционирование мозговых структур. Даже после завершения морфологического созревания нервной системы человека остается необъятная «зона роста» в смысле совершенствования, перестройки и нового образования функциональных систем. Мозг как совокупность нервных элементов остается у всех людей примерно одинаковым; однако на основе этой первичной структуры создается бесконечное разнообразие функциональных особенностей.

В процессе эволюции мозга выделяют два важнейших стратегических направления. Первое из них заключается в максимальной приспособленности организма к будущим условиям существования. Это направление характеризуется большим набором врожденных, инстинктивных реакций, которыми организм оснащен на все случаи его жизни. Но набор таких «случаев» довольно стереотипен и ограничен: питание, защита, размножение.

В рамках второго направления эволюции происходит неуклонное увеличение размеров коры больших полушарий мозга. Этот отдел является наименее специализированным и наиболее пригодным для фиксации личного опыта. Принцип кортиколизации функций предполагает возможность их непрерывного совершенствования.

На каждом возрастном этапе какие-то функции или отдельные звенья нервно-психического развития выглядят наиболее активными и сформированными. Наступает следующий возрастной период – и картина меняется: недавние «лидеры» отходят на вторые места, появляются новые формы и способы реагирования.

Например, новорожденный ребенок обладает набором первичных автоматизмов, обеспечивающих прежде всего акт сосания и регуляцию мышечного тонуса. Зрительное и слуховое восприятие находится еще в рудиментарном состоянии. Но постепенно зрительные реакции становятся все более активными: от автоматической фиксации взгляда на случайно попавший в поле зрения предмет ребенок переходит к самостоятельному зрительному поиску; он приобретает способность разглядывать предмет, «ощупывать» его взглядом. К 6–7-му месяцу жизни разглядывание становится важнейшим способом изучения окружающего мира. Однако вскоре, как только появляется возможность брать предметы, перекладывать их из одной руки в другую (9–10-й месяц), активное манипулирование приобретает главную роль в деятельности ребенка. С появлением речи мануальное (ручное) познание все более вытесняется словесным.

К определенному возрастному этапу различные функциональные системы приходят с разной степенью зрелости. Одни уже почти оформились и в дальнейшем лишь незначительно модифицируются, другие только начинают формироваться. В этом заключается принцип гетерохронности, неодновременности созревания отдельных функциональных систем мозга. Зрительное восприятие совершенствуется быстрее, чем слуховое или вкусовое, а способность понимать обращенную речь возникает гораздо раньше, чем умение говорить. Возьмем, к примеру, сопоставление степени миелинизации у взрослых и детей различных возрастов. Этот процесс происходит неравномерно в разных отделах нервной системы. Например, волокна лицевого нерва, участвующие в обеспечении акта сосания, оказываются миелинизированными уже

к моменту рождения, а пирамидный путь, связывающий двигательные центры коры головного мозга с соответствующими отделами спинного мозга, завершает миелинизацию лишь к 2 годам. Процессы миелинизации отражаются на скоростях проведения импульсов по волокнам нерва.

Общая тенденция, характерная для созревания нервной системы, заключается в увеличении скоростей проведения нервных импульсов. Темпы прироста скоростей в разных отделах нервной системы неодинаковы в различные возрастные периоды. Так, у новорожденных наиболее высокие скорости проведения нервных импульсов обнаруживаются в тех волокнах лицевого нерва, которые связаны с актом сосания. Эти показатели мало отличаются от величин, характерных для взрослого человека. Скорости проведения в нервах верхних и нижних конечностей новорожденного значительно ниже, в дальнейшем отмечается их быстрое нарастание в нервах верхних конечностей, что предшествует появлению у ребенка манипулятивной деятельности. К 8–9-месячному возрасту, когда возникают попытки самостоятельно вставать на ноги, обнаруживается бурный прирост скоростей проведения в нервах нижних конечностей. Этот прирост опережает соответствующие показатели для верхних конечностей вплоть до того периода, пока ребенок не овладеет самостоятельной ходьбой. В дальнейшем скорости проведения импульсов в верхних конечностях снова начинают расти быстрее и раньше достигают характерных для взрослых норм.

Из всех этих данных следует, что гетерохрония нарастания скоростей проведения двигательных функций отчетливо связана с их усложнением. Схема «лицо – руки – ноги – руки» соответствует основным этапам моторного развития ребенка. Кроме того, нарастание скоростей проведения предшествует формированию новой функции. В этом проявляется принцип опережающего обеспечения функции, характерный для развивающейся нервной системы.

Тестовые задания

1. Для изучения связи между психическими функциями и отделами мозга у человека применяют метод:
а) удаления;
б) раздражения;
в) электроэнцефалографии;
г) функционального магнитного резонанса.

2. Метод, при котором мозг исследуется сканирующим устройством, называется:
а) реоэнцефалографией;
б) электромиографией;
в) компьютерной томографией;
г) электроэнцефалографией.

3. Электроэнцефалография – это метод:
а) основанный на способности ультразвука проходить через ткани мозга и черепа и отражаться от границ сред разных плотностей;
б) регистрации биотоков мозга;
в) регистрации биотоков мышц;
г) удаления.

4. Для оценки состояния двигательных систем мозга применяют:
а) пневмоэнцефалографию;
б) реоэнцефалографию;
в) электромиографию;
г) компьютерную томографию.

5. Для оценки состояния высшей нервной деятельности используют методы:
а) регистрации работы отдельных систем и органов;
б) тестов, корректурных проб и специализированных опросников;
в) внеклеточного отведения электрической активности отдельных нейронов;
г) моделирования.

6. Масса головного мозга новорожденного в среднем составляет:
а) 1000 г;
б) 800 г;
в) 600 г;
г) 400 г.

7. Показателем функциональной зрелости центральной нервной системы является(ются):
а) миелинизация проводящих путей;
б) величина потенциала покоя и потенциала действия;
в) точность и скорость двигательных реакций в раннем онтогенезе;
г) все вышеперечисленное.

8. Нервная система у зародыша человека закладывается:
а) на 2–3-й неделе развития;
б) на 3–5-й неделе развития;
в) на 3–4-й неделе развития.

9. Из конечного мозгового пузыря у эмбриона развиваются:
а) зрительные бугры и подбугорье;
б) полушария головного мозга и подкорковые ядра;
в) четверохолмие, ножки мозга и сильвиев водопровод;
г) варолиев мост и мозжечок.

10. Полость промежуточного мозгового пузыря в эмбриогенезе превращается:
а) в сильвиев водопровод;
б) в IV желудочек;
в) в III желудочек;
г) в I и II желудочки.

11. В первую очередь происходит созревание следующих отделов мозга:
а) продолговатого и среднего;
б) среднего и промежуточного;
в) спинного и мозжечка;
г) продолговатого и спинного мозга.

12. На втором этапе морфологически и функционально развиваются следующие структуры мозга:
а) ганглии ствола головного мозга;
б) подкорковые узлы;
в) мозжечок и кора больших полушарий;
г) все вышеперечисленное.

13. Развитие клеточных структур коры полушарий большого мозга полностью заканчивается:
а) к 5–8 годам;
б) к 10–12 годам;
в) к 12–15 годам;
г) к 20 годам.

14. Закладка коры головного мозга начинается:
а) с 5-го месяца внутриутробного развития;
б) с 1-го месяца внутриутробного развития;
в) с 3-го месяца внутриутробного развития;
г) с первого года жизни.

15. Разделение коры на шесть слоев происходит:
а) к середине 3-го месяца внутриутробного развития;
б) к середине 6-го месяца внутриутробного развития;
в) к 7-му месяцу внутриутробного развития;
г) к моменту рождения.

16. Основными этапами морфологического и функционального становления мозга ребенка являются:
а) первые 2–5 лет жизни;
б) первые 2–3 года жизни;
в) первые 4 года жизни;
г) первые 10 лет жизни.

17. Какого типа нервной системы не существует:
а) диффузного;
б) ганглиозного;
в) узлового;
г) трубчатого.

Глава 2. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ СПИННОГО МОЗГА

Центральная нервная система состоит из спинного мозга, расположенного в позвоночном канале, и головного мозга, лежащего в полости черепа.

Морфологические особенности спинного мозга

Спинной мозг обеспечивает связи головного мозга с периферией и осуществляет сегментарную рефлекторную деятельность. Спинной мозг располагается в позвоночном канале от верхнего края I шейного позвонка до I–II поясничного позвонков. Внизу он переходит в мозговой конус, продолжающийся в концевую нить.

Спинной мозг делится на пять отделов – шейный (8 сегментов), грудной (12 сегментов), поясничный (5 сегментов), крестцовый (5 сегментов) и копчиковый (1–5 сегментов). Всего – 31–35 сегментов.

Длина спинного мозга у взрослого человека колеблется от 40 до 45 см, а масса равна в среднем 35 г. Его толщина увеличивается снизу вверх. В спинном мозге различают два утолщения: *шейное*, соответствующее выходу спинномозговых нервов, идущих к верхним конечностям, и *пояснично-крестцовое*, соответствующее выходу нервов для иннервации нижних конечностей.

На поперечном разрезе спинного мозга четко выделяются зоны серого и белого вещества (рис. 2). Серое вещество представляет собой скопления нейронов с их отростками, не имеющими миелиновой оболочки, а также нейроглию и кровеносные сосуды.

Серое вещество расположено в центре спинного мозга и по своей форме напоминает бабочку. В нем различают две боковые части, локализующиеся в обеих половинах спинного мозга, и поперечную часть, соединяющую их в виде узкого мостика. Эта часть называется центральным промежуточным веществом или центральной интермедиальной субстанцией. Промежуточное серое вещество продолжается в боковые части, занимая их середину (латеральное промежуточное вещество).

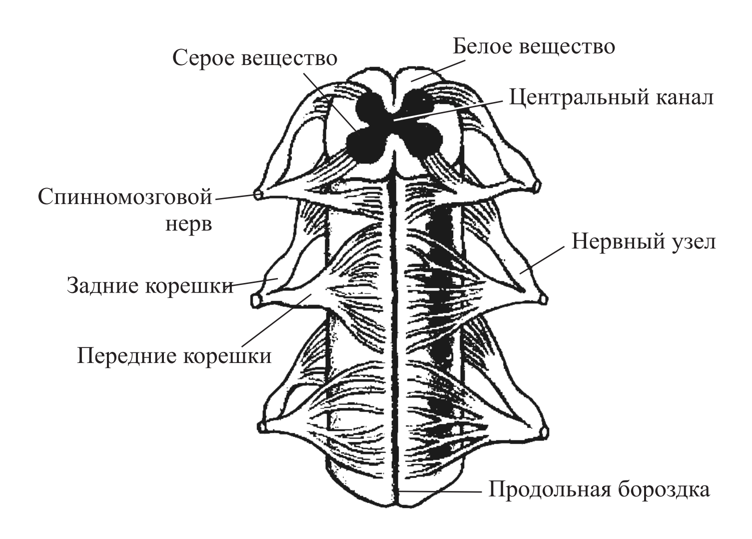

Рис. 2. Строение спинного мозга

В срединных отделах центрального промежуточного вещества проходит центральный спинномозговой канал, который вверху переходит в полость IV мозгового желудочка. Ткань, окружающая центральный канал спинного мозга и состоящая из нейроглии и небольшого числа нейронов с их волокнами, называется центральным студенистым веществом.

Каждая из боковых частей серого вещества образует три рога – передний, задний и боковой. Задние рога выполняют сенсорные функции и содержат нейроны, передающие сигналы в вышележащие центры, а также в симметричные структуры противоположной стороны и к передним рогам спинного мозга.

Передние рога, за счет наличия в них мотонейронов и вставочных нейронов, выполняют двигательную функцию – все нисходящие пути ЦНС, вызывающие двигательные реакции, заканчиваются именно на нейронах передних рогов.

Боковые рога за счет наличия в них нейронов симпатической (сегменты шейного, грудного и поясничного отделов) и парасимпатической (сегменты крестцового отдела) нервной системы, причастны к регуляции вегетативных функций организма.

Морфофункциональная характеристика нейронов спинного мозга

Нейроны в сером веществе образуют скопления, или ядра спинного мозга, имеющие постоянную топографию. В переднем столбе находятся 9 двигательных ядер (их нейроны посылают свои аксоны в составе передних корешков спинного мозга), в заднем столбе – 3 чувствительных ядра (в их состав входят интернейроны, т.е. элементы чувствительных и ассоциативных систем), а в боковом отделе – 4 ядра, 2 из которых содержат нейроны вегетативной нервной системы.

В нижних шейных и верхних грудных сегментах спинного мозга между боковым и задним столбами серое вещество в виде отростков проникает в белое вещество, образуя сетевидную структуру, которая получила название ретикулярной формации спинного мозга.

Спинной мозг содержит около 13 млн нейронов, из них на долю мотонейронов приходится всего 3%, а остальные 97% составляют вставочные нейроны.

Вставочные нейроны, или *интернейроны*, спинного мозга содержатся во всех рогах, т.е. во всех функциональных полях спинного мозга. Они обладают многочисленными сильно ветвящимися отростками различной длины; формируют связи между нейронами в пределах одного сегмента по горизонтали, а также между нейронами 2–3 сегментов спинного мозга по вертикали. Они же формируют связи нейронов спинного мозга с головным мозгом. Вследствие такой связи между нейронами при осуществлении единичного рефлекторного акта в ответную реакцию могут вовлекаться различные структуры мозга. Некоторые вставочные нейроны спинного мозга являются тормозными (например, клетки Реншоу).

Нейроны вегетативной нервной системы, в том числе симпатического ее отдела, представляют собой эфферентные нейроны, аксоны которых достигают (первоначально – в составе передних корешков спинного мозга) соответственно экстрамуральных и интрамуральных ганглиев. В ганглиях происходит передача возбуждения на вторые эфферентные нейроны вегетативной системы, аксоны которых составляют постганглионарные вегетативные волокна. Именно по этим волокнам и передаются эффекторные воздействия на соответствующие структуры управляемого органа.

Мотонейроны спинного мозга в функциональном отношении делят на α-мотонейроны и γ-мотонейроны.

Альфа-мотонейроны обладают большим количеством дендритов и одним аксоном. Аксон α-мотонейрона иннервирует группу мышечных волокон. Вместе нейрон и иннервируемые им мышечные волокна называются двигательной единицей. Число мышечных волокон, входящих в двигательную единицу, различно и зависит от функции, которую выполняет мышца в целом. Гамма-мотонейроны расположены рядом с α-мотонейронами. Аксоны γ-мотонейронов направляются к интрафузальным волокнам мышечных веретен.

С участием мотонейронов спинного мозга осуществляются все виды двигательной активности, в основе которых лежит реализация двигательных безусловных рефлексов (миотатических, сгибательных, шагательных, статических, статокинетических), а также многочисленных условных рефлексов.

От каждого сегмента отходят две пары корешков – вентральные (или передние) и дорсальные (или задние). Передние корешки образованы отростками двигательных и вегетативных нейронов, содержат центробежные, или эфферентные, нервные волокна, проводящие двигательные и вегетативные импульсы на периферию тела. Задние корешки спинного мозга являются чувствительными, содержат центростремительные, или афферентные, нервные волокна.

Передний и задний корешки одного уровня соединяются, образуя спинномозговой нерв, который вследствие этого является смешанным. Каждая пара спинномозговых нервов соответствует определенному участку – сегменту спинного мозга. Поэтому в спинном мозге насчитывается столько сегментов, сколько пар спинномозговых нервов.

Афферентные входы в спинной мозг образованы аксонами нейронов спинномозговых ганглиев, лежащих вне спинного мозга, и аксонами клеток экстра- и интрамуральных ганглиев симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы. Первая группа афферентных входов спинного мозга образована чувствительными волокнами, по которым поступает информация от проприорецепторов мышц, сухожилий и связок (проприоцептивная чувствительность). Вторая группа афферентных входов несет информацию от рецепторов кожи (тактильных, болевых и температурных), т.е. является входом кожной экстероцептивной чувствительности.

Третья группа афферентных входов несет информацию от внутренних органов (висцероцептивная чувствительность).

Спинномозговой узел, или ганглий, представляет собой веретенообразное утолщение, расположенное на заднем корешке. В спинномозговом узле находятся псевдоуниполярные нейроны. Каждый такой нейрон имеет один отросток, который делится Т-образно на два отростка – длинный и короткий. Длинный периферический отросток направляется на периферию в составе спинномозгового нерва. Его окончания представляют собой специализированные рецепторы, например болевые рецепторы, или они непосредственно контактируют со вторичными рецепторами, например с рецепторами вибрации (тельца Пачини). Короткий центральный отросток, или аксон афферентного нейрона, следует в составе заднего корешка в спинной мозг.

Все аксоны афферентных нейронов, вступающие в составе задних корешков в спинной мозг, делятся на две группы – медиальную, состоящую из толстых, более миелинизированных волокон, и латеральную, образованную тонкими, менее миелинизированными волокнами.

Проводящие пути спинного мозга

Белое вещество спинного мозга – это миелинизированные и немиелинизированные нервные волокна, а также опорная нервная ткань – нейроглия и кровеносные сосуды. Все нервные волокна белого вещества спинного мозга можно разделить на ассоциативные волокна и проекционные, среди которых различают нисходящие и восходящие волокна.

К ***нисходящим***, или ***эфферентым***, ***путям спинного мозга*** относятся передний и латеральный кортикоспинальные пути; вестибулоспинальный, руброспинальный, ретикулоспинальный, тектоспинальный пути.

К ***восходящим***, или ***афферентным***, ***путям спинного мозга*** относят передний и латеральный спинно-таламические пути; передний и задний спинно-мозжечковые пути; тонкий и клиновидный пучки, а также спинно-покрышечный и спинно-ретикулярные пути.

Большинство восходящих путей спинного мозга проводит сенсорную информацию от проприорецепторов (мышечных веретен, сухожильных и суставных рецепторов), тактильных

рецепторов (рецепторов прикосновения, давления и вибрации), а также от температурных и болевых рецепторов. При этом тела афферентных нейронов этих путей лежат в спинномозговых узлах.

Функции спинного мозга

Спинной мозг осуществляет две основные функции – проводниковую и рефлекторную. ***Проводниковая функция*** – это передача сенсорных сигналов от рецепторов кожи, мышц, сухожилий, суставов и внутренних органов к супраспинальным структурам и к коре больших полушарий, а также передача эфферентных сигналов головного мозга на мотонейроны и вегетативные нейроны спинного мозга.

Спинной мозг содержит компоненты двигательных, вегетативных и сенсорных систем мозга и тем самым выполняет соответствующие функции (двигательные, вегетативные и сенсорные).

Рефлекторная функция заключается в осуществлении безусловных двигательных и вегетативных рефлексов, а также выработанных на их основе соответствующих условных рефлексов. Спинной мозг реализует такие двигательные рефлексы, как миостатические, или сухожильные, сгибательные, чесательные, рефлекс шагательных движений, познотонические, а также висцеромоторные рефлексы, возникающие при стимуляции афферентных нервов внутренних органов (в этом случае изменяется тоническая активность мышц грудной клетки и брюшной стенки, а также мышц-разгибателей спины).

Рефлексы вегетативной нервной системы имеют свои особенности, возникают при возбуждении висцерорецепторов, а также тактильных, температурных, болевых, температурных рецепторов и проприоцепторов. Возбуждение этих рецепторов вызывает поток сенсорной импульсации, который непосредственно возбуждает вегетативные нейроны спинного мозга, локализованные в его боковых рогах. По аксонам нейронов через вторые нейроны, находящиеся в вегетативных ганглиях, возбуждение достигает органа и вызывает соответствующий эффект, например учащение сердечного ритма при активации симпатических нейронов спинного мозга. В целом, с участием спинного мозга реализуются такие вегетативные рефлексы, как сосудодвигательные, сердечные, трахеобронхи-

альные, потоотделительные, моторные и секреторные рефлексы пищеварительного тракта, рефлексы мочеиспускания, дефекации, половые рефлексы. На базе этих врожденных рефлексов в процессе индивидуального развития формируются условные вегетативные рефлексы.

Тестовые задания

1. Спинной мозг заканчивается на уровне:
   а) I–II поясничных позвонков;
   б) I–II крестцовых позвонков;
   в) XI–XII грудных позвонков;
   г) III–V поясничных позвонков.

2. Спинномозговая жидкость:
   а) снабжает спинной мозг кислородом и питательными веществами;
   б) обеспечивает постоянство внутренней среды;
   в) обеспечивает постоянство внутренней среды и предохраняет спинной мозг от толчков и сотрясений;
   г) регулирует деятельность внутренних органов.

3. Передние и задние рога сегментов спинного мозга образованы:
   а) белым веществом;
   б) серым веществом;
   в) оболочками мозга;
   г) спинномозговыми нервами.

4. В передних рогах спинного мозга находятся тела:
   а) чувствительных нейронов;
   б) двигательных нейронов;
   в) вставочных нейронов;
   г) все вышеперечисленное.

5. Спинной мозг имеет:
   а) 25 сегментов;
   б) 31 сегмент;
   в) 35 сегментов;
   г) 41 сегмент.

6. Тела вегетативных нейронов располагаются:
   а) в спинномозговых узлах;
   б) в передних рогах спинного мозга;
   в) в задних рогах спинного мозга;
   г) в боковых рогах спинного мозга.

7. Задние канатики спинного мозга содержат:
   а) нисходящие пути;
   б) восходящие пути;
   в) нисходящие и восходящие пути;
   г) вегетативные волокна.

8. В задних рогах спинного мозга находятся тела:
а) чувствительных нейронов;
б) двигательных нейронов;
в) вставочных нейронов;
г) все вышеперечисленное.

9. Длина спинного мозга составляет в среднем:
а) 40 см;
б) 41–42 см;
в) 43–44 см;
г) 41–45 см.

10. Спинной мозг начинается:
а) на уровне I шейного позвонка;
б) от каудального конца продолговатого мозга;
в) от сосудистого сплетения бокового желудочка;
г) от промежуточной шейной перегородки.

11. Сегмент – это участок спинного мозга, соответствующий:
а) изгибам позвоночного канала;
б) каждой паре корешков;
в) каждой паре рогов;
г) определенной системе пучков.

12. Пучки Голля и Бурдаха служат для проведения:
а) болевой и температурной чувствительности;
б) информации о растяжении мышц и положении конечностей;
в) проприорецептивной и тактильной чувствительности;
г) двигательных импульсов от коры головного мозга.

13. Тонкий и клиновидный пучки располагаются:
а) на передней (вентральной) поверхности продолговатого мозга;
б) на дорсальной поверхности продолговатого мозга;
в) на латеральной (боковой) поверхности продолговатого мозга;
г) все вышеперечисленное.

14. К чувствительным путям головного мозга относятся:
а) передний спинно-таламический путь, тонкий и клиновидный пучки;
б) задний спинно-мозжечковый путь и вестибулоспинальный пучок;
в) корково-ядерный и латеральный корково-спинномозговой путь;
г) руброспинальный и передний спинно-мозжечковый путь.

15. К двигательным путям головного мозга относятся:
а) передний спинно-таламический путь, тонкий и клиновидный пучки;
б) задний спинно-мозжечковый путь и вестибулоспинальный пучок;
в) корково-ядерный и латеральный корково-спинномозговой путь;
г) руброспинальный и передний спинно-мозжечковый путь.

16. К экстероцептивным путям головного мозга относятся:
а) задний спинно-мозжечковый;
б) латеральный спинно-таламический;
в) передний корково-спинномозговой путь;
г) вестибулоспинальный.

17. К проприоцептивным путям головного мозга относятся:
а) задний спинно-мозжечковый;
б) латеральный спинно-таламический;
в) передний корково-спинномозговой путь;
г) вестибулоспинальный.

Глава 3. СТРОЕНИЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Масса головного мозга взрослого человека составляет в среднем 1300–1500 г.

Головной мозг подразделяется на ствол головного мозга, мозжечок и конечный мозг. Ствол мозга – это продолговатый мозг, мост, средний мозг и проме в них жуточный мозг. Мост и мозжечок составляют задний мозг. Задний в них мозг вместе с продолговатым мозгом представляют ромбовидный мозг (рис. 3).

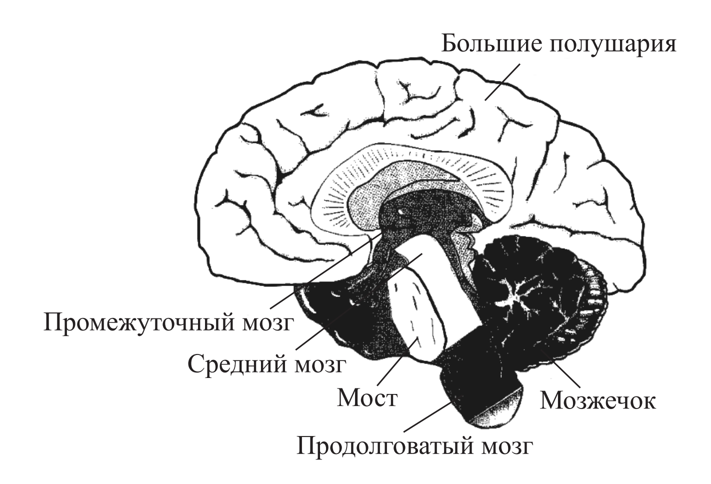

Рис. 3. Основные отделы головного мозга на продольном срезе

Конечный мозг представлен двумя полушариями (правым и левым) (рис. 4). Каждое полушарие большого мозга состоит из трех филогенетически и функционально различных систем: обонятельного мозга; базальных, или подкорковых, ядер; коры, или плаща. Иногда вместо названия конечный мозг используется такое понятие, как передний мозг.

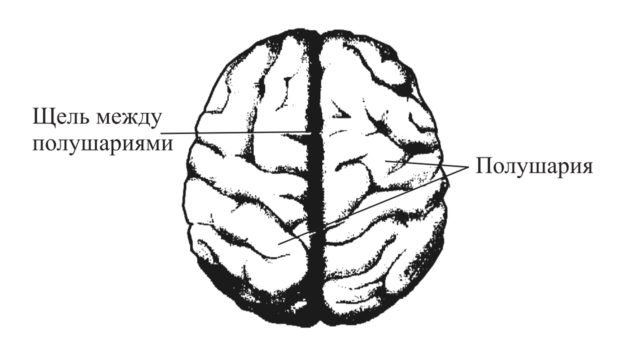

Рис. 4. Головной мозг (вид сверху)

Ствол мозга

В стволе мозга находятся ядра черепно-мозговых нервов, структуры ретикулярной формации, ядерные образования, имеющие отношение к осуществлению широкого круга рефлекторных реакций соматического и вегетативного обеспечения высших функций центральной нервной системы. Через ствол мозга проходят восходящие и нисходящие пути, связывающие его со спинным и головным мозгом. Таким образом, ствол мозга теряет свойство метамерности, характеризующее спинной мозг, и представляет собой систему специализированных ядерных образований.

Продолговатый мозг

Продолговатый мозг у человека имеет длину около 28 мм и является продолжением спинного мозга. Структурно по разнообразию и строению ядер продолговатый мозг сложнее, чем спинной. В отличие от спинного мозга серое вещество представлено скоплениями нейронов – ядрами, отделяющимися друг от друга прослойками белого вещества и структурами ретикулярной формации.

В продолговатом мозге расположены ядра V и VII–XII пар черепно-мозговых нервов, разделенные проводящими путями, проходящими через продолговатый мозг как в восходящем, так и в нисходящем направлении. Эти ядра залегают в ромбовидной ямке и частично в мосте.

Характерной структурой продолговатого мозга является ретикулярная формация – скопление нейронов со специфическими свойствами, основная масса которых занимает центральную часть продолговатого мозга.

В нижней части продолговатого мозга с дорсальной его стороны находятся ядра тонкого пути (пучок Голля) и клиновидного пути (пучок Бурдаха). Латеральнее этих ядер находится олива, которая содержит комплекс ядер (нижнее оливное, медиальное добавочное оливное, заднее добавочное оливное). С вентральной, или передней, стороны продолговатого мозга имеется пирамида, где происходит перекрест пирамидного пути.

Функции продолговатого мозга. Продолговатый мозг так же, как и спинной, выполняет две основные функции: проводниковую (проведение сенсорной и эфферентной импульсации) и рефлекторную (соматические и вегетативные рефлексы). В продолговатом мозге находятся три системы – двигательная, сенсорная и вегетативная.

Проводниковая функция. Через продолговатый мозг проходят все восходящие, или афферентные (спинно-таламический, спинно-мозжечковый), и нисходящие, или эфферентные (кортико-спинальный, руброспинальный, тектоспинальный), пути спинного мозга. В нем берут начало вестибулоспинальный, оливоспинальный, оливо-мозжечковый и ретикулоспинальный тракты, обеспечивающие тонус и координацию мышечных сокращений. В продолговатом мозге заканчиваются пути из коры больших полушарий головного мозга – корково-бульбарные пути. Здесь заканчиваются восходящие пути проприоцептивной чувствительности из спинного мозга (тонкий и клиновидный) и начинается медиальная петля, несущая эту информацию к ядрам таламуса.

Мост, средний мозг, мозжечок, таламус, гипоталамус и кора больших полушарий головного мозга имеют двусторонние связи с продолговатым мозгом. Наличие этих связей свидетельствует об участии продолговатого мозга в регуляции тонуса скелетной мускулатуры, вегетативных и высших интегративных функций, в анализе сенсорных раздражений.

Рефлекторная функция. Продолговатый мозг причастен к первичной обработке сенсорных потоков, идущих от рецепторов кожи лица (чувствительное ядро тройничного нерва); вкусовых рецепторов (чувствительное ядро языкоглоточного нерва); слуховых и вестибулярных рецепторов (соответствен-

но улитковые и вестибулярные ядра преддверно-улиткового нерва). В задневерхних отделах продолговатого мозга проходят пути кожной, проприоцептивной, висцеральной чувствительности, часть из которых переключается здесь на второй нейрон (тонкое и клиновидное ядра). На уровне продолговатого мозга осуществляется первичный анализ силы и качества раздражения, далее обработанная информация передается в подкорковые структуры для определения биологической значимости данной афферентации.

Большая часть вегетативных рефлексов продолговатого мозга реализуется через расположенные в нем вегетативные ядра блуждающего нерва, которые получают информацию о состоянии деятельности сердца, сосудов, пищеварительного тракта, легких, пищеварительных желез и др. В ответ на эту информацию ядра регулируют двигательную и секреторную реакции названных органов по механизму вегетативных рефлексов. Так, возбуждение нейронов вегетативного ядра повышает сокращения гладких мышц желудка, кишечника, желчного пузыря и одновременно расслабляет сфинктеры этих органов. При этом замедляется и ослабляется работа сердца, уменьшается просвет бронхов. Кроме того, возбуждение ядер блуждающего нерва усиливает секреторную функцию желудка, кишечника поджелудочной железы, секреторных клеток печени, а также усиливает секрецию бронхиальных желез.

В продолговатом мозге имеется центр слюноотделения, который представлен верхним слюноотделительным ядром лицевого нерва и нижним слюноотделительным ядром языкоглоточного нерва. При активации нейронов этих ядер секреция слюны возрастает.

В ретикулярной формации продолговатого мозга расположены дыхательный, сердечный и сосудодвигательный центры (они представлены ядром блуждающего нерва). Особенность этих центров состоит в том, что их нейроны способны возбуждаться рефлекторно и под действием химических раздражителей.

Дыхательный центр локализуется в медиальной части ретикулярной формации каждой симметричной половины продолговатого мозга и содержит инспираторные и экспираторные нейроны, благодаря которым совершаются вдох и выдох.

Сосудодвигательный центр регулирует тонус сосудов (при активации этого центра тонус сосудов снижается, при угнете-

нии его деятельности – возрастает). Сердечный, или кардиоингибирующий, центр регулирует деятельность сердца – при возбуждении этого центра сила и частота сердечных сокращений, а также проводимость и возбудимость сердечной мышцы снижаются. Оба центра представлены нейронами вегетативного ядра блуждающего нерва, функционируют совместно с гипоталамусом и другими высшими вегетативными центрами.

На дне IV желудочка расположен небольшой участок синеватого цвета – голубое пятно. Его цвет зависит от залегающих здесь пигментированных клеток. Это пятно является скоплением норадренергических нейронов, аксоны которых достигают коры больших полушарий.

Продолговатый мозг содержит и серотонинергические нейроны, которые расположены в ядрах шва продолговатого мозга. Вместе с норадренергическими нейронами голубого пятна и дофаминергическими нейронами черной субстанции серотонинергические нейроны образуют так называемую моноаминергическую систему, которая участвует в регуляции цикла сон – бодрствование, эмоционального состояния, а также модулирует высшие психические процессы – память, внимание, мышление.

Участие продолговатого мозга в регуляции двигательной активности. Продолговатый мозг совместно с мостом и средним мозгом участвует в управлении движениями. В основном это связано с активностью двигательных ядер черепно-мозговых нервов, обеспечивающих такие функции, как захват, переработка и проглатывание пищи, сосание, жевание, артикуляция, фонация, реализация защитных рефлексов (рвоты, чихания, кашля, слезоотделения, смыкания век), а также с деятельностью вестибулярных ядер и ядер ретикулярной формации мозга, с участием которых происходит регуляция позы.

Варолиев мост

Варолиев мост вместе с мозжечком составляет задний мозг, а вместе с продолговатым, средним и промежуточным мозгом входит в состав ствола (см. рис. 3). Мост делят на переднюю (вентральную, или базилярную) и заднюю (дорсальную) часть. В передней части в основном находятся нервные

волокна, т.е. проводящие пути, а в задней части – скопления нейронов.

Основными морфологическими структурами моста являются ядра лицевого, тройничного и отводящего нервов, ядра ретикулярной формации, голубое пятно. Восходящие пути, проходящие в области моста, – передний и латеральный спинно-таламические пути, спинно-ретикулярный путь, спинно-покрышечный путь, передний спинно-мозжечковый путь, мостомозжечковый путь, латеральная медиальная петли. Нисходящие пути – пирамидные пути, кортико-ретикулярный путь, кортикомостовой путь, тектоспинальный путь, ретикулоспинальный путь, медиальный и задний продольные пучки, поперечные пути.

В толще передней части моста находятся небольшие скопления серого вещества – ядра моста. На нейронах этих ядер заканчиваются аксоны пирамидных клеток коры больших полушарий (волокна кортикомостового пути). Аксоны нейронов ядер моста образуют мостомозжечковые волокна, которые идут в составе средней мозжечковой ножки к мозжечку.

Важной структурой моста является трапециевидное тело, расположенное между передней и задней его частями. Оно представляет собой пучок поперечно идущих волокон, которые начинаются от нейронов переднего улиткового (кохлеарного) ядра и достигают переднего и заднего ядер трапециевидного тела. Аксоны нейронов этих ядер составляют пучок латеральной петли, который несет информацию в подкорковые слуховые центры (нижние бугры четверохолмия среднего мозга и медиальные коленчатые тела промежуточного мозга).

В ретикулярной формации моста на уровне его нижней границы расположено верхнее оливное ядро, которое вместе с передним и задним ядрами трапециевидного тела обеспечивает первичный анализ информации от органа слуха и затем передает ее в подкорковые центры слуха.

Функции моста. Мост, являясь связующим звеном между бульбарным и мезенцефальным отделами головного мозга, участвует в управлении движениями, осуществлении вегетативных функций, а также реализации сенсорных функций мозга.

В состав моста входят двигательное и одно из сенсорных ядер тройничного нерва (V пара), двигательное ядро отводящего нерва (VI пара), двигательное ядро лицевого нерва (VII), а также три вестибулярных ядра (верхнее, медиальное и ла-

теральное) преддверно-улиткового нерва (VIII). На границе с продолговатым мозгом находятся кохлеарные ядра этого нерва.

Нейроны двигательной части ядра тройничного нерва иннервируют жевательные мышцы, а также мышцу, натягивающую барабанную перепонку, и мышцу, натягивающую нёбную занавеску. Чувствительное ядро тройничного нерва получает сигналы от рецепторов кожи лица, передних отделов волосистой части головы, слизистой оболочки носа и рта, зубов и конъюнктивы глазного яблока и по тройнично-таламическому пути (тройничная петля) несет информацию к таламусу. Отводящий нерв иннервирует прямую латеральную мышцу, отводящую глазное яблоко кнаружи. Двигательное ядро лицевого нерва предназначено для регуляции деятельности мимических мышц лица.

Ретикулярная формация моста является продолжением ретикулярной формации продолговатого мозга и началом этой же системы среднего мозга.

Она участвует в регуляции двигательной (позной) активности, оказывая влияние на α-мотонейроны спинного мозга (по ретикулоспинальному пути), за счет коррекции активности мозжечка (с участием мостомозжечкового пути) принимает участие в регуляции дыхательной и сердечно-сосудистой систем, а также способствует выполнению сенсорных функций мозга, в том числе за счет активирующего влияния на нейроны коры больших полушарий. Кроме того, ретикулярная формация моста осуществляет интеграцию висцеральных функций с сокращениями произвольной мускулатуры.

Проводниковая функция. Обеспечивается продольно и поперечно расположенными волокнами. Продольные волокна – это все восходящие и нисходящие пути центральной нервной системы, связывающие отделы спинного и головного мозга и проходящие через варолиев мост, а также пути, идущие от моста к спинному мозгу и мозжечку.

Сенсорная функция. Заключается в том, что нейроны моста причастны к первичной обработке информации, идущей от рецепторов улитки, т.е. в области моста находятся первичные слуховые центры (переднее и заднее ядра улиткового нерва, верхнее оливное ядро, переднее и заднее ядра трапециевидного тела). Помимо этого, здесь находятся первичные соматосенсорные центры (чувствительное ядро тройничного нерва).

Вегетативные функции. В варолиевом мосте локализованы два респираторных центра, контролирующие дыхательные функции продолговатого мозга: один из них тормозит дыхательную активность (пневмотаксический), а второй осуществляет тонические влияния на дыхательный центр продолговатого мозга. Кроме того, варолиев мост принимает участие в регуляции тонуса сосудов. Это осуществляется диффузной сетью нейронов, локализованных в различных ретикулярных ядрах моста и связанных с ретикулярными нейронами продолговатого мозга. Мостовые вазомоторные нейроны представлены нейронами, учащающими импульсацию при повышении давления и урежающими ритм при его снижении, и нейронами с реципрокными свойствами.

Участие структур моста в регуляции двигательной активности. За счет мостовой части ретикулярной формации, влияющей на состояние α-мотонейронов спинного мозга (по ретикулоспинальному пути) и нейроны мозжечка (по мостомозжечковому пути) осуществляются статические и статокинетические рефлексы, направленные на поддержание равновесия и позы, а также производится коррекция выполнения произвольных движений. Кроме того, за счет двигательных ядер черепно-мозговых нервов моста осуществляется регуляция поперечно-полосатой мускулатуры головы, тем самым обеспечиваются жевание, мимика, артикуляция, движение глазных яблок.

Мозжечок

Мозжечок находится позади продолговатого мозга и имеет прямое отношение к координации движения. Мозжечок помещается под затылочными долями полушарий большого мозга, в черепной ямке. В нем различаются боковые части (или полушария) и червь, расположенный между полушариями. В отличие от спинного мозга и ствола серое вещество (кора) находится на поверхности мозжечка, а белое расположено внутри, под корой.

Кора мозжечка состоит из трех слоев. В поверхностном, или молекулярном, слое находятся дендриты грушевидных клеток (клетки Пуркинье). Эти клетки имеют наиболее разветвленные дендриты, покрытые шипиками, что создает условия для размещения огромного числа синапсов. Подсчитано,

что один грушевидный нейрон имеет до 200 тыс. синапсов. Далее располагается ганглиозный слой, в котором находятся тела грушевидных клеток. Следующий гранулярный слой коры мозжечка представлен телами вставочных нейронов.

В кору мозжечка поступают два вида афферентных волокон: лазающие и мшистые. Лазающие волокна образуют синапсы с дендритами грушевидных клеток. Каждое волокно контактирует с одной грушевидной клеткой. Мшистые волокна в противоположность лазающим характеризуются дивергенцией. Одно мшистое волокно образует синапсы на 20 вставочных нейронах. Эти синапсы, как и синапсы лазающих волокон, являются возбуждающими. Если в кору мозжечка входит два типа афферентных волокон, то покидает ее всего лишь один вид эфферентных волокон, являющихся аксонами грушевидных клеток. Грушевидные клетки – тормозные, т.е. они образуют тормозящие синапсы со всеми клетками, с которыми контактируют.

В толще мозжечка имеются также парные ядра серого вещества, заложенные в каждом полушарии среди белого вещества. В области червя лежит ядро шатра, в полушариях, снаружи от ядра шатра – шаровидные и пробковидные ядра. В центре полушарий находится зубчатое ядро, участвующее в осуществлении функции равновесия. При поражении тех или иных ядер наблюдаются различные нарушения двигательной функции. Разрушение ядра шатра сопровождается нарушением равновесия тела; повреждение червя, пробковидного и шаровидного ядер влечет за собой нарушение работы мускулатуры шеи и туловища; разрушение полушарий и зубчатого ядра приводит к нарушению работы мускулатуры конечностей.

Белое вещество мозжечка слагается из различного рода нервных волокон. Одни из них связывают извилины и дольки, другие идут от коры к внутренним ядрам мозжечка, а третьи связывают мозжечок с соседними отделами мозга. Эти последние образуют нижние, средние и верхние пары ножек. В составе нижних ножек к мозжечку подходят волокна от продолговатого мозга и олив. Они заканчиваются в коре червя и полушариях. Волокна средних ножек идут к мосту. Волокна верхних ножек направляются к крыше среднего мозга, идут в обоих направлениях, связывают мозжечок с красным ядром и таламусом.

Мозжечок играет важную роль в осуществлении статических, статокинетических рефлексов и других процессов управления двигательной активностью. При поражении мозжечка наблюдаются разнообразные нарушения двигательной активности. Клинические проявления, свидетельствующие о мозжечковой недостаточности, выражаются:

- в атонии – неспособности поддерживать позу: при смещении конечности она не возвращается в исходное положение, а раскачивается подобно маятнику;
- атаксии – нарушении величины, скорости и направленности движений, которые выполняются порывисто, мимо цели;
- асинергии – нарушении взаимодействия между двигательными центрами различных мышц;
- адиадохокинезе – нарушении чередования противоположных движений;
- астазии – появлении качательных и дрожательных движений;
- дистонии – неадекватном перераспределении мышечного тонуса.

Нарушение двигательной координации при поражениях мозжечка объясняется его тесными связями со стволом мозга, а также с таламусом и сенсомоторной областью коры больших полушарий. Таким образом, мозжечок получает разнообразную афферентную информацию от различных компонентов двигательного аппарата, обрабатывает эту информацию и передает корригирующие влияния к нейронам ствола мозга и спинальным центрам моторного контроля. Кроме того, благодаря многочисленным синаптическим связям с ретикулярной формацией мозжечок играет важную роль в регуляции вегетативных функций.

У трех вышеописанных отделов (продолговатого мозга, моста и мозжечка) есть общая полость, получившая название IV мозгового желудочка, который напоминает палатку и имеет дно и крышу. Дно желудочка имеет ромбовидную форму, оно как бы вдавлено в заднюю поверхность продолговатого мозга и моста. Поэтому его еще называют ромбовидной ямкой. В заднюю часть ромбовидной ямки открывается центральный канал спинного мозга, а в передневерхнюю – III мозговой желудочек. Посредством трех отверстий IV желудочек сообщается с подпаутинным пространством головного мозга, благодаря чему спинномозговая жидкость поступает из мозговых желудочков в межоболочечные пространства.

Средний мозг

Средний мозг, или мезенцефалон, – это одна из структур ствола мозга. В нем различают крышу, расположенную на задней, или дорсальной, поверхности, и ножки мозга, залегающие на его передней, или вентральной, поверхности.

У крыши среднего мозга различают пластинку (бугры четверохолмия), состоящую из четырех холмиков. Два верхних холмика (верхнее двухолмие) содержат подкорковые центры зрительного анализатора, два нижних (нижнее двухолмие) являются подкорковыми центрами слухового анализатора. В углублении между верхними холмиками лежит шишковидное тело, которое относится к промежуточному мозгу и является железой внутренней секреции.

В среднем мозге на уровне передних бугров четверохолмия находятся ядра глазодвигательного и блокового черепных нервов (III и IV пары).

Нижний отдел среднего мозга состоит из парных образований – ножек мозга. В них различают основание ножек мозга и покрышку, между которыми располагается черная субстанция. Ее цвет зависит от присутствия пигмента меланина в нервных клетках. Черная субстанция участвует в сложной координации движений. Повреждение ее приводит к нарушению тонких движений пальцев рук, развитию мышечной ригидности и тремору. Рядом с черным веществом располагаются красные ядра. Они содержат клетки разной величины. От крупных нейронов отходят толстые и быстропроводящие волокна нисходящего руброспинального тракта. Эти же нейроны получают сигналы от моторной зоны коры, на них заканчиваются верхние ножки мозжечка. Черная субстанция и красные ядра являются частью экстрапирамидной системы. В ножках также располагаются двигательные пирамидные пути, идущие от коры большого мозга в спинной мозг, продолговатый мозг и мост.

Полостью среднего мозга является водопровод мозга – узкий канал длиной около 1,5 см, соединяющий III и IV желудочки мозга.

Проводниковая функция. Через средний мозг проходят все восходящие пути к вышележащим отделам мозга: таламусу (медиальная петля, спинно-таламический путь), большому мозгу и мозжечку.

Вегетативная функция. В среднем мозге имеется добавочное (парасимпатическое) ядро глазодвигательного нерва (III пары). Оно состоит из двух небольших ядер. Одно из них иннервирует сфинктер зрачка и при своем возбуждении уменьшает диаметр зрачка. Второе ядро, которое составляет основную массу добавочного ядра, возбуждает цилиарную мышцу глаза и тем самым повышает преломляющую способность хрусталика, т.е. обеспечивает процесс аккомодации.

Ретикулярная формация ствола мозга

Под ретикулярной формацией понимают клеточную массу, лежащую в толще мозгового ствола от нижних отделов продолговатого до промежуточного мозга (рис. 5). Эта клеточная масса слабо структурирована, не имеет четких границ, внутри нее вкраплены чувствительные и двигательные ядра продолговатого, среднего и промежуточного мозга.

Все ядерные образования можно разделить на три категории в зависимости от того, в какой степени они отличаются от нейронов ретикулярной формации. Наиболее отчетливо выделяются ядра III, IV, VI, XII пар нервов, слабее – ядра V, VII и вентральное ядро X пар нервов. Практически от нейронов ретикулярной формации не отличаются по строению нейроны дорсального (вегетативного) ядра блуждающего нерва.

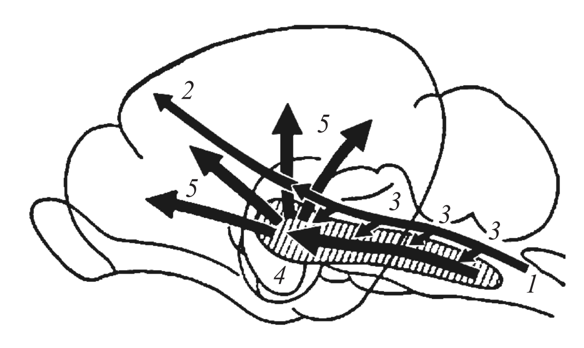

Рис. 5. Схема восходящего активирующего влияния ретикулярной формации (по Мегуну):

1, *2* – специфический проводящий путь; *3* – коллатерали, отходящие от специфического пути к ретикулярной формации ствола мозга; *4* – восходящая активирующая система ретикулярной формации; *5* – генерализованное влияние ретикулярной формации на кору больших полушарий

Нейроны ретикулярной формации характеризуются немногочисленными длинными, прямыми и маловетвящимися дендритами, шипики которых слабо дифференцированы, без утолщений на концах. В медиальной части ретикулярной формации расположены крупные и гигантские клетки. В продолговатом мозге они сконцентрированы в гигантоклеточном ядре. Именно от этих клеток и отходят аксоны, формируя эфферентные пути, ретикулоспинальный тракт, пути к таламусу, мозжечку, базальным ганглиям, коре больших полушарий.

Часть ядер ретикулярной формации предназначена для регуляции двигательной активности, другая – для регуляции вегетативных функций, в том числе реализуемых дыхательной, сердечно-сосудистой, пищеварительной и другими системами. Определенные структуры ретикулярной формации ствола мозга являются компонентами сенсорных систем, обеспечивающих неспецифический сенсорный поток, благодаря которому происходит активация коры больших полушарий. В связи с этим говорят о нисходящем и восходящем влиянии ретикулярной формации. Нисходящее влияние ретикулярной формации проявляется в регуляции деятельности мотонейронов спинного мозга и ствола мозга, а тем самым – в управлении движением. Восходящее влияние – это участие ретикулярной формации в процессах обработки сенсорной информации и в деятельности активирующих систем мозга.

Промежуточный мозг

Промежуточный мозг – это самая крупная часть ствола мозга. Он развивается из второго мозгового пузыря. Из нижней стенки этого мозгового пузыря образуется филогенетически более старая область – гипоталамус, или подбугорье. Боковые стенки пузыря значительно увеличиваются в объеме и превращаются в таламус, или зрительный бугор, и метаталамус. Из верхней стенки пузыря образуются эпиталамус и крыша III желудочка. Таким образом, в состав промежуточного мозга входят структуры мозга, которые располагаются вокруг III желудочка. Боковые стенки этого желудочка образованы таламусом, нижняя и боковая стенки – гипоталамусом (подбугорьем), верхняя стенка – сводом и эпиталамусом, который содержит железу внутренней секреции (эпифиз). Латеральной границей промежуточного мозга является внутренняя капсула, отделяющая промежуточный мозг от подкорковых ядер.

Таламус, или ***зрительный бугор***, представляет собой крупное, неправильной яйцевидной формы скопление серого вещества. Передний его конец заострен в виде переднего бугорка, а задний расширен в виде подушки. В таламусе выделяют нижний (или вентральный) таламус и более утолщенную часть – верхний (или дорсальный) таламус.

Серое вещество таламуса разделено прослойками белого вещества на большое количество ядер – центров восходящих афферентных путей. С функциональной точки зрения часть ядер таламуса выполняет сенсорную функцию, часть является компонентами двигательной системы, а остальные – компонентами вегетативной и лимбической системы. В свою очередь, среди сенсорных ядер таламуса выделяют три группы ядер:

- *специфические релейные* (*переключательные*, или *проекционные*) – доставляют сенсорную информацию в соответствующие проекционные области коры;
- *специфические ассоциативные* – обрабатывают сенсорную информацию и доставляют ее в ассоциативные области коры большого мозга;
- *неспецифические* – активируют проекционные и ассоциативные области коры за счет поступающих сенсорных сигналов.

С морфологической точки зрения большинство ядер таламуса имеют свое анатомическое название. Для удобства понимания и с функциональной точки зрения ядра таламуса объединяют в группы. В настоящее время выделяют восемь групп ядер таламуса:

- *передние ядра* располагаются в переднем бугорке таламуса. Эти ядра включены в состав лимбической системы и участвуют в формировании мотиваций, эмоций, а также в регуляции деятельности вегетативной нервной системы;
- *центральные ядра* залегают у медиальной поверхности таламуса и причастны к регуляции деятельности внутренних органов за счет изменения состояния вегетативной нервной системы и продукции нейрогормонов. Они выполняют также функцию неспецифических активаторов нейронов коры, т.е. относятся к неспецифическим ядрам таламуса;
- *медиальные ядра*, основным представителем является дорсальное (верхнее) медиальное ядро. Оно расположено вблизи от внутренней мозговой пластинки и связано с другими ядрами таламуса и корой лобной доли. Ядро выполняет ас-

социативную функцию как компонент сенсорной системы таламуса;

• *латеральная группа ядер* представляет собой скопление наиболее крупных ядер таламуса. Они располагаются латерально по отношению к передним, медиальным ядрам и внутренней мозговой полоске. Большинство ядер выполняют релейную и ассоциативную функции. Исключением является переднее вентральное (нижнее) ядро, которое соединяется с внутрипластинчатыми ядрами, бледным шаром и зубчатым ядром мозжечка, имеет двусторонние связи с корой предцентральной извилины. Поражается при болезни Паркинсона. Данная группа ядер относится к двигательным системам мозга, а также к неспецифическим сенсорным ядрам;

• *задние ядра таламуса* залегают в подушке таламуса, т.е. в самой задней его части. Среди них имеются скопления слуховых и зрительных нейронов, воспринимающих информацию от слуховых и зрительных рецепторов, которая затем передается в соответствующие зоны коры по слуховой и зрительной лучистостям. Ядра подушки относят к группе специфических релейных и ассоциативных сенсорных ядер;

• *субталамическое ядро* расположено в нижнем отделе вентрального таламуса. Ядро относят к числу центров экстрапирамидной системы мозга;

• *ретикулярные ядра* залегают в области вентрального (нижнего) таламуса и представляют собой тонкий слой серого вещества. К этим ядрам подходят волокна от различных отделов коры полушарий большого мозга, от бледного шара и ретикулярной формации ствола мозга. Волокна от этого ядра идут к соседним ядрам таламуса и к ретикулярной формации среднего мозга. Они относятся к двигательным системам мозга и неспецифическим сенсорным ядрам таламуса;

• *неопределенная зона* расположена в вентральном (нижнем) таламусе и является продолжением ретикулярных ядер таламуса. Она связана с бледным шаром. Эти ядра относятся к неспецифическим ядрам таламуса и двигательным системам мозга.

В целом, таламус содержит до 120 ядер, которые соединены между собой внутриталамическими волокнами.

Метаталамус представлен коленчатыми телами – медиальными и латеральными. Это продолговато-овальные бугорки, расположенные латеральнее и книзу от подушки таламуса. Ядра имеют задние части, находящиеся в области метатала-

муса, и передние части, расположенные в нижнем таламусе. Их нейроны входят в состав слухового (медиальные коленчатые тела) и зрительного (латеральные коленчатые тела) пути. Ядра метаталамуса относятся к сенсорным специфическим релейным ядрам, а также к сенсорным ассоциативным ядрам.

Эпиталамус включает шишковидное тело, поводки и эпиталамическую спайку. Каждый поводок содержит медиальное и латеральное ядра. В этих ядрах заканчивается большинство волокон мозговой полоски таламуса (остальная часть этих волокон проходит через спайку поводка либо к ядрам поводка противоположной стороны, либо к верхнему холмику крыши среднего мозга). Эпиталамус контролирует деятельность органа обоняния, принимает участие в тормозном контроле над формированием половой системы организма, регулирует деятельность организма в соответствии с уровнем освещенности окружающей среды.

Гипоталамус (***подбугорье***) – передненижняя часть промежуточного мозга, его филогенетически более старый отдел и в функциональном отношении компонент лимбической системы. Он находится вентральнее таламуса, под гипоталамической бороздой на дне и по бокам III желудочка. Гипоталамус представляет собой сложно организованную структуру, тесно связанную со многими отделами центральной нервной системы и гипофизом.

Соответственно эмбриональному развитию гипоталамус делится на два отдела – передний и задний. Передний отдел объединяет серый бугор, воронку, которая является частью серого бугра, гипофиз, зрительный перекрест и зрительный тракт. Задний отдел включает в себя сосцевидные тела и заднюю гипоталамическою область.

Серый бугор представляет собой непарный полый выступ нижней стенки III желудочка. Этот выступ состоит из тонкой пластинки серого вещества. Верхушка данного бугра вытянута в узкую полую воронку, на слепом конце которой находится гипофиз. Зрительный перекрест лежит впереди серого бугра и образован перекрестом зрительных нервов. Сосцевидные тела – два небольших возвышения белого цвета неправильной шаровидной формы. Они лежат симметрично по бокам от средней линии, спереди от задней перфорированной субстанции. Под поверхностным слоем белого вещества внутри каждого из тел находится по два серых ядра. Верхнюю границу гипоталамуса формируют конечная пластинка и пе-

рекрест зрительного нерва. Сбоку гипоталамус ограничен зрительным трактом и внутренней капсулой, а сзади примыкает к среднему мозгу.

Гипоталамус представляет собой скопление большого числа мелких и крупных ядер, каждое из которых выполняет определенную функцию. Число ядер гипоталамуса достигает 48 пар, но чаще всего говорят о 32 парах. В гипоталамусе выделяют четыре области:

- верхнюю гипоталамическую (дорсальную);
- переднюю гипоталамическую;
- промежуточную гипоталамическую;
- заднюю гипоталамическую.

Ядра гипоталамуса имеют мощное кровоснабжение, причем часть из них обладает изолированным дублирующим кровоснабжением из сосудов виллизиева круга. Подсчитано, что на 1 мм^2 площади гипоталамуса приходится до 2600 капилляров, в то время как на той же площади в предцентральной извилине их 440, в гиппокампе – 350, в бледном шаре – 550, в затылочной доле коры большого мозга – 900.

Капилляры гипоталамуса в отличие от капилляров других отделов мозга обладают высокой проницаемостью в отношении многих веществ, включая крупномолекулярные белковые соединения. Однако высокая проницаемость капилляров приводит к уязвимости нейронов гипоталамуса, к их частому повреждению и вовлечению в патологический процесс, в том числе под влиянием нейровирусов, микробов и их токсинов.

Гипоталамус граничит с ликворсодержащими пространствами головного мозга, так как он образует дно и боковые стенки III желудочка. Это означает, что нейроны гипоталамуса могут воспринимать химический состав ликвора и тем самым регулировать деятельность внутренних органов при изменении этого состава.

Функции гипоталамуса. Гипоталамус за счет наличия большого числа нейронов, связанных с другими отделами мозга, выполняет разнообразные функции, среди которых выделяют: вегетативные, сенсорные, двигательные и поведенческие (или интегративные).

Гипоталамус содержит нейроны, ответственные за регуляцию активности симпатических и парасимпатических центров ствола мозга и спинного мозга, а также за процессы секреции гормонов гипофиза, щитовидной железы, надпочечников и половых желез. Благодаря этому он участвует в регу-

ляции деятельности всех внутренних органов, и таких интегративных процессов, как обмен энергии и веществ, терморегуляция, а также формирование различных по модальности биологических мотиваций (например, пищевой, питьевой и половой), благодаря чему организуется поведенческая активность организма, направленная на удовлетворение соответствующих биологических потребностей.

Гипоталамус осуществляет регуляцию:

- деятельности сердечно-сосудистой системы, в том числе координации кардиоваскулярных изменений при эмоционально-поведенческих реакциях. В передних ядрах гипоталамуса располагаются депрессорные (парасимпатические), а в задних ядрах – прессорные (симпатические) центры. Изменение проницаемости сосудистой стенки в различных гематотканевых барьерах;
- системы крови, в том числе эритропоэза, лейкопоэза и тромбоцитопоэза (принимают участие ядра среднего и заднего гипоталамуса), а также активности свертывающей и противосвертывающей систем крови;
- активности иммунной системы организма (совместно с вилочковой железой);
- деятельности респираторной системы, в том числе координации легочной вентиляции, с деятельностью сердечно-сосудистой системы и с соматическими реакциями. Эрготропные (симпатические) зоны гипофиза ответственны за повышение частоты и глубины дыхания, т.е. за повышение вентиляционной функции легких, а трофотропные (парасимпатические) зоны ответственны за снижение этой функции;
- моторной и секреторной деятельности пищеварительного тракта. Ядра переднего и среднего гипоталамуса повышают моторику и секрецию, а ядра заднего гипоталамуса угнетают ее;
- обмена веществ, в том числе водно-солевого обмена, ионного состава, объема внеклеточной жидкости и других показателей гомеостаза (в том числе кислотно-щелочного равновесия), а также интенсивности мочеобразования. Регуляция белкового, углеводного и жирового обмена реализуется с участием ядер среднего гипоталамуса. Центр химической терморегуляции, или центр теплопродукции, представлен нейронами, расположенными в среднем и заднем гипоталамусе. Центр физической терморегуляции, или центр теплоотдачи, состоит из нейронов передней области гипоталамуса;

• функций желез внутренней секреции, в том числе аденогипофиза, надпочечников, щитовидной железы за счет секреции либеринов и статинов. Одной из важнейших функций гипоталамуса является регуляция деятельности гипофиза – главной железы внутренней секреции. Продукция нейрогормонов (окситоцина и антидиуретического гормона, или вазопрессина) и регуляция их выделения в кровь из нейрогипофиза;

• деятельности репродуктивной системы. Менструальный (28–30-дневный) цикл у женщин, связанный с процессом созревания фолликула, овуляцией и функционированием желтого тела, благодаря которому становится возможным оплодотворение и развитие зиготы, находится под контролем нейронов гипоталамуса, продуцирующих гонадолиберин. Эти нейроны находятся преимущественно в среднем гипоталамусе.

Регуляция сперматогенеза осуществляется с участием гонадолиберина, который продуцируется нейронами ядер среднего гипоталамуса, а также других ядер гипоталамуса. Все возрастные особенности (начало постоянного созревания сперматозоидов в период полового созревания и окончание этого процесса в постклимактерическом периоде) также связаны с изменением ритма продукции гонадолиберина.

Регуляция лактации осуществляется с участием различных нейронов гипоталамуса, в том числе тех, что продуцируют гонадолиберин, пролактолиберин, пролактостатин и окситоцин (эти нейроны расположены в передней и средней областях гипоталамуса).

Регуляция сократительной деятельности матки беременных женщин осуществляется за счет различных нейронов гипоталамуса, продуцирующих гонадолиберин, а также окситоцин, при прямом воздействии которого на миоциты матки беременных женщин (накануне срочных родов) или рожениц происходит усиление спонтанной сократительной активности гладких мышц матки, что способствует раскрытию шейки матки и рождению плода.

Гипоталамус участвует в формировании следующих мотиваций и поведенческих реакций, направленных на их удовлетворение:

• пищевой мотивации, в том числе чувства голода и чувства насыщения. Центр голода находится в латеральном ядре среднего гипоталамуса, а также в отдельных ядрах заднего гипоталамуса;

- питьевой мотивации (в том числе чувства жажды) и питьевого поведения. В гипоталамусе имеются центр жажды (представлен ядром среднего гипоталамуса) и центры водного насыщения (представлен нейронами вентромедиального ядра среднего гипоталамуса);
- полового поведения и полового влечения (либидо). Осуществляется с участием нейронов, локализованных в латеральных участках среднего гипоталамуса, а также нейронов преоптической, передней, средней и задней областей гипоталамуса (при взаимодействии с нейронами лимбической системы);
- агрессивного поведения. В переднем, латеральном и заднем отделах гипоталамуса имеются нейроны, возбуждение которых приводит к формированию агрессивного поведения, зависящего от места локализации нейронов. Так, при раздражении передних отделов гипоталамуса наблюдается пассивно-оборонительная реакция, или ложная ярость; раздражение заднего гипоталамуса вызывает активную агрессию, которая сопровождается расширением зрачков, повышением кровяного давления, сужением просвета артериальных сосудов, сокращением желчного и мочевого пузырей.

Гипоталамус также принимает участие в регуляции:

- биоритмов с участием ядра переднего гипоталамуса, связанного со зрительной сенсорной системой. Доказана роль гипоталамуса в формировании циркадианных (т.е. околосуточных) ритмов пищевого и питьевого поведения, двигательной активности, температуры тела, содержании в крови гормонов и биологически активных веществ;
- цикла сон – бодрствование. Это осуществляется с участием гипногенных нейронов преоптической области, активность которых регулируется нейронами коры больших полушарий, а также нейронами ретикулярной формации среднего мозга, находящимися в центральном сером околоводопроводном веществе и покрышке.

Конечный мозг

Конечный мозг представлен двумя полушариями. В состав каждого полушария входят плащ (или мантия), обонятельный мозг и базальные ганглии. В глубине продольной щели мозга оба полушария соединены между собой толстой горизонталь-

ной пластинкой – мозолистым телом, которое состоит из нервных волокон, идущих поперечно из одного полушария в другое.

В коре 10–14 млрд нейронов, ее поверхность составляет 1500 см^2. Поверхность полушария (плащ) образована равномерным слоем серого вещества толщиной 1,3–4,5 мм, содержащего нервные клетки, образующие шесть слоев: наружный молекулярный; наружный зернистый; наружный пирамидальный; внутренний зернистый; внутренний пирамидальный; мультиморфный (рис. 6).

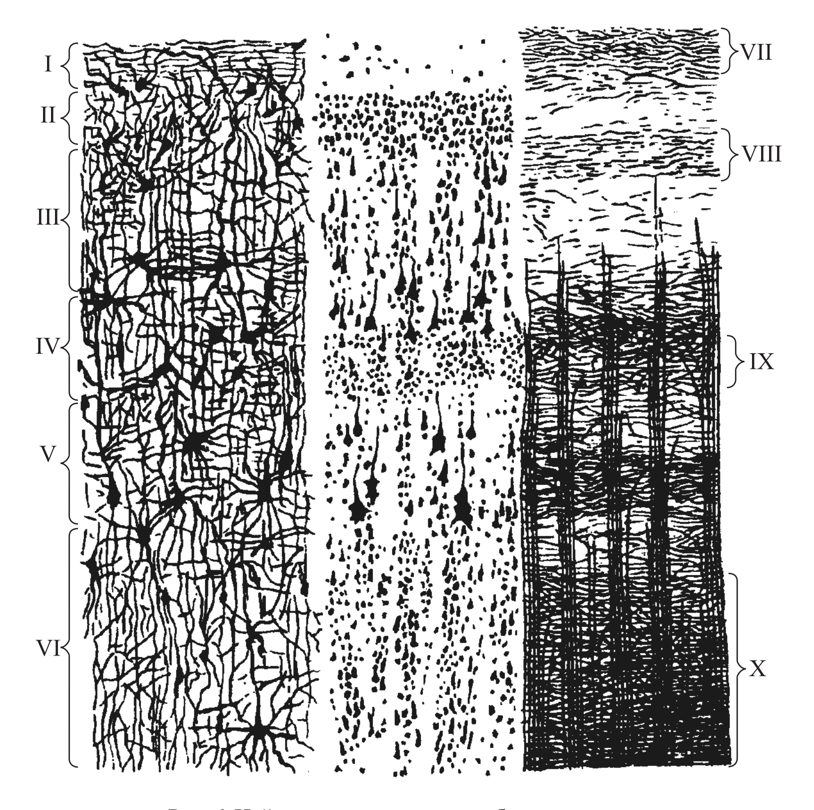

Рис. 6. Нейронное строение коры большого мозга:

I – молекулярная пластинка; II – наружная зернистая пластинка; III – наружная пирамидальная пластинка; IV – внутренняя зернистая пластинка; V – внутренняя пирамидальная пластинка; VI – мультиморфная пластинка; VII – волокна молекулярной пластинки; VIII – волокна наружной зернистой пластинки; IX – волокна внутренней зернистой пластинки; X – волокна внутренней пирамидальной пластинки

Клеточный состав всех слоев очень разнообразен; величина нейронов колеблется от 8–9 мкм до 150 мкм. Преобладающее большинство клеток относится к двум типам: пирамидным и звездчатым. Кроме того, в новой коре есть и веретенообразные нейроны.

Пирамидные нейроны имеют форму тела в виде пирамидки, от основания которой отходит обычно длинный аксон, способный покидать серое вещество, проходя в другие зоны коры, другое полушарие или структуры мозгового ствола. Различают проекционные (крупные), ассоциативные (средние) и вставочные (мелкие) пирамидные нейроны. От верхушки пирамиды вверх поднимаются дендриты, которые, проходя через несколько слоев коры, делятся Т-образно на тонкие концевые веточки.

Звездчатые нейроны отличаются от пирамидных тем, что их дендриты отходят от всей поверхности тела нейрона. Аксон звездчатых нейронов короткий, сильно ветвящийся, обеспечивает короткие связи внутри данной нейронной группировки.

Веретенообразные нейроны имеют более длинные аксоны, распространяющиеся чаще горизонтально в пределах серого вещества.

У человека новая кора, т.е. серое вещество, занимает примерно 96% от всей поверхности полушарий большого мозга и характеризуется многослойностью. По морфологическим особенностям в коре выделяют шесть слоев (пластинок) и для каждой характерны четкие морфологические особенности – нейронный состав, ориентация нейронов, расположение дендритов и аксонов.

▶ *Первый слой* – молекулярный – состоит из небольшого количества горизонтально ориентированных мелких нейронов, отростки которых не выходят за пределы коры.

▶ *Второй слой* – наружный зернистый – содержит тела множества звездчатых нейронов и мелких пирамидных нейронов, а также сеть тонких нервных волокон.

▶ *Третий слой* – наружный пирамидный – содержит тела пирамидных нейронов среднего размера, отростки которых не образуют длинных проводящих путей.

▶ *Четвертый слой* – внутренний зернистый – состоит из плотно расположенных звездчатых нейронов.

▶ *Пятый слой* – внутренний пирамидный – содержит крупные пирамидные нейроны, или клетки Беца (их диаметр

составляет 125 мкм). В этом слое начинаются корково-ядерные и корково-спинномозговые пути. Они представляют собой аксоны пирамидных нейронов. От пирамидных нейронов отходят многочисленные апикальные дендриты, которые поднимаются в первый слой коры.

▶ *Шестой слой* – полиморфный – состоит из большого количества мелких полиморфных клеток. Их аксоны уходят в белое вещество, а дендриты поднимаются в пятый слой, т.е. во внутреннюю пирамидную пластинку. Этот слой без резких границ продолжается в белое вещество полушарий.

Толщина слоев и количество нейронов в них неодинаковы в различных областях новой коры, в ряде случаев слой делится еще на подслои.

Кора головного мозга состоит из многочисленных борозд и извилин. Они подвержены индивидуальным изменениям и неодинаковы не только у разных людей, но и в двух полушариях мозга одного и того же человека. Глубокие, постоянные борозды делят полушария на большие участки – доли, состоящие из долек и извилин. Долей всего шесть: лобная, теменная, височная, затылочная, краевая и островок (рис. 7).

Верхняя поверхность плаща разграничена на доли посредством латеральной, центральной и теменно-затылочной борозд. Латеральная борозда отделяет теменную долю от височной. Она начинается у основания полушария в углублении, к которому прилегает островок. Далее она выходит на латеральную поверхность полушария, по ней идет назад и вверх. Центральная борозда начинается на верхнем краю полушария, сзади от его середины и идет вперед и вниз. Спереди от нее находится лобная доля, а сзади – теменная. Теменно-затылочная борозда расположена на внутренней поверхности полушария, но граница эта неполная, поэтому доли переходят друг в друга. На медиальной поверхности полушария располагаются поясная, коллатеральная и обонятельные борозды. Поясная борозда идет параллельно мозолистому телу, отделяя лобную и теменную доли от поясничной извилины. Коллатеральная борозда разграничивает на нижней поверхности полушария височную, краевую и затылочную доли. В передней части нижней поверхности полушария расположена обонятельная борозда с обонятельной луковицей, которая продолжается в обонятельный тракт.

В *лобной доле* параллельно центральной борозде располагается предцентральная борозда. От нее в продольном направ-

Рис. 7. Доли и области коры больших полушарий (*а*, *б*)

лении отходят верхняя и нижняя фронтальные борозды. Они делят долю на одну вертикальную и три горизонтальные извилины. Вертикальная извилина, располагающаяся между центральной и предцентральной бороздами, называется предцентральной извилиной. В ней находится ядро двигательного анализатора. От пятого слоя коры этой извилины начинается корковый нисходящий путь. Горизонтальные извилины называются верхней, средней и нижней лобными извилинами. В средней извилине располагается центр письма (двигательный анализатор письменной речи). Здесь же в средних извилинах находится центр сочетанного поворота головы и глаз в одну сторону. В нижней извилине локализован моторный

центр речи (артикуляции), имеющий двустороннюю закладку в эмбриогенезе и развивающийся у правшей слева, а у левшей – справа.

Теменная доля между центральной и постцентральной бороздами содержит постцентральную извилину, которая является центром осязания, болевой и температурной чувствительности. Перпендикулярно постцентральной извилине идет межтеменная борозда, разделяющая заднюю часть теменной доли на верхнюю и нижнюю теменные дольки. В верхней теменной дольке находится центр стереогнозии (узнавание предметов на ощупь). В нижней теменной дольке видна надкраевая извилина, в которую упирается латеральная извилина. Надкраевая извилина является центром праксии (целенаправленные навыки трудового, спортивного характера). Ниже надкраевой лежит угловая извилина – центр чтения (зрительный анализатор письменной речи). Два последних центра имеют двустороннюю закладку в эмбриогенезе.

Височная доля содержит две продольные височные борозды (верхнюю и нижнюю), которые делят долю на три продольные извилины – верхнюю, среднюю и нижнюю. Все они параллельны латеральной борозде. В задней части верхней височной извилины находится сенсорный центр речи. В среднем ее отделе располагается ядро слухового анализатора. В самой медиальной части находится гиппокампальная извилина. Передний ее отдел представлен крючком и здесь располагается центр обоняния и вкуса.

Затылочная доля имеет изменчивые и непостоянные борозды. На ее медиальной поверхности выделяется глубокая постоянная шпорная борозда, расположенная горизонтально и идущая от затылочного полюса до теменно-затылочной борозды. Между шпорной и затылочно-теменной бороздами находятся треугольная извилина – клин и язычная извилина – центр зрительного анализатора.

Островок имеет форму треугольника, верхушка которого обращена вперед и вниз. Он располагается в латеральной борозде и со всех сторон ограничен глубокой круговой бороздой. Поверхность покрыта короткими извилинами.

Краевая доля располагается на медиальной поверхности полушарий и включает в себя поясную и парагиппокампальную извилину. Первая начинается внизу бороздой мозолистого тела, а сверху – поясной бороздой, которая отделяет ее от лобной и теменной долей. Вторая ограничивается сверху гип-

покампальной бороздой, а снизу коллатеральной, отделяющей ее от височной доли. Передний конец парагиппокампальной извилины образует крючок, охватывая передний конец гиппокампальной борозды.

На внутренней поверхности коры выделяют ряд образований, которые относятся к лимбической системе: обонятельную луковицу и тракт, расположенные на нижней поверхности лобной доли, а также поясную, гиппокампальную и зубчатую извилины. Они образуют кольцо над мозолистым телом. Эта система регулирует работу внутренних органов, эндокринных желез и обеспечивает эмоциональные реакции.

Филогенетически в коре различают древнюю (архиокортекс), старую (палеокортекс), промежуточную (мезокортекс) и новую (неокортекс) кору.

Древняя кора, или *архиокортекс*, – это наиболее просто устроенная кора больших полушарий, которая содержит два-три слоя нейронов. Компонентами древней коры являются обонятельный бугорок и окружающая его кора, включающая участок переднего продырявленного вещества. В состав древней коры входят такие образования, как препериформная, периамигдалярная области коры, диагональная кора и обонятельный мозг, включающий обонятельные луковицы, обонятельный бугорок, прозрачную перегородку и свод.

Обонятельный мозг топографически делится на два отдела: периферический отдел, или обонятельная доля, и центральный отдел (извилины мозга). В состав периферического отдела входят образования, лежащие на основании мозга: обонятельная луковица, обонятельный тракт, обонятельный треугольник, медиальная и латеральная обонятельные извилины, медиальная и латеральная обонятельные полоски, переднее продырявленное пространство (или полоска Брока). В состав центрального отдела входят три извилины – парагиппокампальная извилина (извилина гиппокампа), зубчатая и поясная извилины. Обонятельный мозг, кроме функций, связанных с обонянием, отвечает за реакции настораживания и внимания, принимает участие в регуляции вегетативных функций.

Старая кора, или *палеокортекс*, включает в себя поясную извилину, гиппокамп и миндалину и содержит только три слоя нейронов.

Повреждения в области старой коры могут вызывать гиперсексуальность и изменения эмоционального поведения. Раздражение определенных зон приводит к реакциям насыщения и удовольствия. Миндалина регулирует деятельность пи-

щеварительного тракта: облизывание, глотание, изменение желудочной секреции, перистальтику кишечника. Раздражение миндалины влияет также и на деятельность других внутренних органов: почек, мочевого пузыря, матки. Таким образом, существует тесная связь структур старой коры с вегетативной нервной системой и регуляцией постоянства внутренней среды организма. Некоторые области старой коры имеют важное значение в процессах памяти. Например, особенностью гиппокампа является способность длительно удерживать следы предшествующего раздражения (недели и месяцы) в отличие от спинного мозга (несколько минут).

Упоминая древнюю и старую кору, используют объединенное понятие *архиопалеокортекс*. Структуры архиопалеокортекса имеют множественные связи как между собой, так и с другими образованиями мозга, локализованными в стволовой части мозга. Практически все отделы архиопалеокортекса имеют двусторонние связи с ядрами ретикулярной формации среднего мозга, что дает возможность архиопалеокортексу модулировать нисходящее и восходящее влияние ретикулярной формации ствола мозга. Обилие этих связей позволяет объединить в единое целое структуры архиопалеокортекса, промежуточного мозга и ствола мозга. Такое объединение получило название *лимбическая система*.

Промежуточная кора, или *мезокортекс*, представляет собой пятислойные участки коры. В состав мезокортекса входят такие образования, как нижний отдел островковой доли, парагиппокампальная извилина и нижний отдел лимбической области коры. При этом под лимбической областью коры понимают часть новой коры полушарий большого мозга, которая занимает поясную и парагиппокампальную извилины.

Большую часть плаща составляет *новая кора*, или *неокортекс*. В нее включаются функционально различные зоны: моторные (двигательные), сенсорные (чувствительные) и ассоциативные.

Моторные зоны посылают сигналы, вызывающие четко скоординированные двигательные реакции. Эта область располагается в предцентральной извилине (основная) и на медиальной поверхности коры (дополнительная). Для двигательной области коры характерна строго топическая организация распределения двигательных функций. Проекции различных мышц расположены в определенной последовательности впереди центральной извилины. Мышцы разных

частей тела представлены неравномерно. Наибольшие проекции имеют мышцы пальцев, лицевая мускулатура, язык. Поражение моторной коры вызывает параличи, особенно заметно проявляющиеся в кистях рук, стопах, мимической мускулатуре. Сенсорные зоны получают афферентную информацию от специфических ядер таламуса.

Сенсорные зоны коры осуществляют высший уровень сенсорного анализа. Они получают афферентную импульсацию от специфических ядер таламуса и, пространственно распределяя ее на экранной проекции, имеют топический принцип организации. Поэтому их называли проекционными зонами. Наряду со сложным анализом в сенсорных зонах происходят интеграция и критическая оценка информации, которая приходит сюда по специфическим афферентным входам. Сенсорная афферентация, поступающая в кору, имеет множественное представительство: каждая из сенсорных зон включает зону первичной проекции, вторичную и третичную. Основными сенсорными зонами являются первая и вторая соматосенсорные области, зрительная и слуховая области.

Первая соматосенсорная область расположена в задней центральной извилине и имеет большую площадь. К ней поступают волокна от заднего вентрального ядра таламуса. Наибольшую поверхность занимает представительство рецепторов кистей рук, голосового аппарата и лица, наименьшую – туловища, бедра и голени. Это различие обусловлено количеством рецепторов в коже туловища и в наиболее чувствительных участках – губах, языке, пальцах.

Вторая соматосенсорная область располагается вентральнее первой, в сильвиевой борозде. К ней поступают волокна от клеток заднего вентрального ядра таламуса. Удаление или раздражение участков соматосенсорной области приводит к потере чувствительности той части тела, которая представлена в данном участке коры. Главная функция соматосенсорной области заключается в интеграции и оценке той информации, которая поступает из специфических ядер таламуса. Здесь происходят оценка интенсивности ощущений, выявление сходства и различия ощущаемых раздражений.

Зрительная сенсорная система коры представлена первичной и вторичной зрительными областями. В первичной зрительной области имеется четкое пространственное распределение сетчатки – ретинотопическая организация. При локальном разрушении этих участков выпадают соответствую-

щие участки поля зрения. Вторичная зрительная область осуществляет ассоциацию зрительной информации с тактильной, проприоцептивной и слуховой информацией. Такой синтез обеспечивает более полную оценку зрительной информации, дает представление о ее значимости. Если повреждение поля первичной области приводит к потере зрения, то повреждение вторичной область – к нарушению оценки увиденного; теряется способность понимать смысл написанного текста. Если электрическое раздражение первичной области вызывает у человека световые ощущения, то стимуляция вторичной области – зрительные галлюцинации.

Слуховая сенсорная зона коры располагается в латеральной борозде. Только небольшая часть этой зоны видна на верхнем крае височной доли. В данной области звуковые сигналы, попадающие в улитку, различаются по тону, громкости и качеству. В слуховую область кроме слуховых путей проецируются также вестибулярные афференты. В слуховой области коры имеется топическое представительство различных частей улитки. Зона, лежащая на периферии первичной слуховой области, связана с оценкой значимости звуков. Раздражение этой зоны вызывает слуховые галлюцинации. Зоны верхнего и нижнего височных выпячиваний в левом полушарии связаны с пониманием речи. Их повреждение приводит к потере способности произносить или понимать произнесенные слова.

Слуховая сенсорная система коры состоит из первичных слуховых зон, расположенных в основном в латеральной борозде, и вторичных слуховых областей. Электрическое раздражение первичной слуховой коры вызывает ощущение шума и звона в ушах, а одностороннее поражение вызывает нарушение слуха, но не приводит к полной глухоте в связи с сохранением слуховой коры в противоположном полушарии.

Вторичные слуховые зоны имеют ассоциативные связи с другими сенсорными системами, их деятельность связана с оценкой видовой и индивидуальной значимости звуковых сигналов. Отдельные участки вторичных слуховых полей в левом полушарии человека связаны с пониманием звучащих слов и способностью их произносить.

Ассоциативные области располагаются вокруг моторных и сенсорных. В них поступают афферентные импульсы различных модальностей от неспецифических ядер таламуса. Зоны, воспринимающие сенсорные сигналы или посылающие

эфферентные импульсы к нижележащим центрам, имеют фиксированную локализацию в коре, в то время как ассоциативные зоны связаны с процессами высшей нервной деятельности и функционируют как единое целое.

Ассоциативные зоны коры (в отличие от проекционных зон) не имеют специализированных входов, конкретных проявлений при стимуляции или поражении. Они являются «молчащими» зонами. Основные ассоциативные зоны – теменная и лобная.

Теменная ассоциативная область обеспечивает воссоздание целостных образов предметов или явлений. Здесь осуществляется интеграция афферентных потоков разных сенсорных систем, необходимая для реализации приспособительного поведения. При ее повреждении нарушается способность комплексного восприятия предметов во всей совокупности их качественных признаков, дифференцировки предметов, пространственной дискриминации. В первую очередь теряется способность синтеза отдельных компонентов в сложную систему целесообразного поведения. Стимуляция участков теменной области приводит к изменениям в процессах памяти. Так, с помощью подобной процедуры можно вызвать у человека воспоминания о событиях, в которых он раньше участвовал. Эти воспоминания сопровождаются такими же эмоциональными переживаниями, как и во время прошедших событий.

У человека передние участки лобной области участвуют в реализации наиболее сложных процессов, связанных с сохранностью личности, формированием социальных отношений. Предполагают, что эти участки лобной коры связаны с механизмами организации целенаправленной деятельности, формированием программы действия и принятием решения.

Лобные области коры у человека непосредственно участвуют в деятельности второй сигнальной системы – речевой сигнализации. Раздражение или повреждение нижних участков лобной коры левого полушария приводит к различным нарушениям речевой функции. При поражении центра Брока наступает моторная афазия, когда нарушаются речевые движения. Больной способен издавать отдельные звуки, но не может произнести ни одного слова. При других локализациях поражения нарушается способность писать (аграфия), читать вслух или воспринимать речь (сенсорная афазия Вернике).

Цитоархитектоника коры переднего мозга. Основной структурной особенностью коры является экранный принцип ее организации. Главное заключается в геометрическом распределении проекций высших рецепторных полей на большой поверхности нейронального поля коры. Возникновение экранной организации связано с появлением предметного восприятия и определяет структурные основы более высшего уровня анализа. Для экранной организации наиболее характерна правильная организация клеток и волокон, которые идут перпендикулярно поверхности или параллельно ей. Такая сходная ориентация многих нейронов коры обеспечивает возможности для объединения нейронов в группировки.

В различных участках новой коры человека имеются определенные особенности в нейронной организации, количестве и размерах нейронов, ходе волокон, ветвлении дендритов, толщине слоев. На основании такого цитоархитектонического различия в коре больших полушарий выделяются цитоархитектонические поля и области.

Наряду с горизонтальной организацией по слоям в неокортексе имеется четкая вертикальная организация в виде систем нейронов, объединенных в вертикальные группировки клеток всех слоев коры. Такая вертикально организованная группа клеток, являющаяся функциональной единицей коры, была названа *вертикальной колонкой коры*.

Вертикально нейроны взаимодействуют теснее, чем горизонтально. Была выдвинута гипотеза колончатой организации неокортекса, основное содержание которой заключалось в следующих пяти положениях:

1) все нейроны колонки реагируют на одну и ту же модальность однотипных сенсорных стимулов;

2) все нейроны колонки имеют почти одинаковые рецептивные поля;

3) все нейроны колонки отвечают на раздражение рецептивных полей с одинаковым латентным периодом;

4) вертикальные колонки, нейроны которых реагируют на различные модальности однотипных сенсорных стимулов, пространственно разнесены;

5) активация одной колонки вызывает торможение соседних непосредственно окружающих ее колонок.

Каждая вертикальная колонка (рис. 8) представляет собой вертикальный цилиндр диаметром около 100–150 мм, включающий нейроны всех слоев коры. Это нейронное объедине-

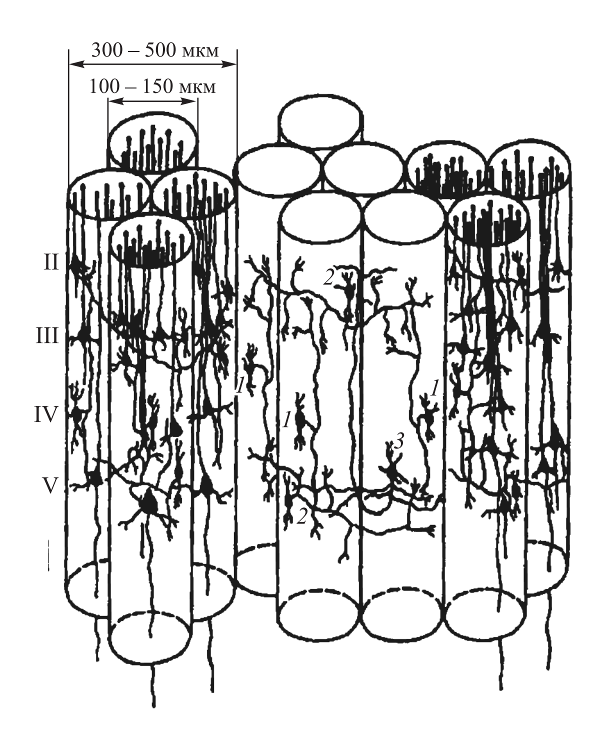

Рис. 8. Схема взаимоотношений колонок (микромодулей) и функциональных модулей в коре мозга низших приматов, основанная на внутрикорковом торможении:

II, III, IV, V слои коры; *1* – веретенообразный нейрон; *2* – пирамидный нейрон; *3* – звездчатый нейрон

ние – локальная нервная сеть, перерабатывающая информацию и передающая ее со входа на выход. Структурной основой вертикальной корковой колонки являются вертикально ориентированные пучки апикальных дендритов, берущих начало от крупных и средних пирамидных нейронов. Расстояние между отдельными пучками дендритов соответствует расстоянию между группами клеток, образующих колонки. Функционально колонка представляет собой объединение вертикально связанных пирамидных и звездчатых клеток разных слоев, аксоны которых также ветвятся в вертикальном направлении. Звездчатые клетки являются возбуждающими и тормозными интернейронами такого объединения, имеющего свои афферентные входы, внутрикорковые межнейронные связи и эфферентные выходы по аксонам пирамидных клеток.

Морфофизиологическое изучение взаимоотношений близкорасположенных нейронов коры привело к представлению о том, что элементарными функциональными единицами являются не отдельные нейроны, а элементарные нейронные объединения – нейронные ансамбли.

Элементарные нейронные ансамбли реализуют свои функции статистически и участие отдельных нейронов в каждом элементарном ансамбле не фиксированное, а в той или иной степени вероятностное. С вероятностно-статистическими свойствами элементарных нейронных ансамблей связаны высокая пластичность и надежность функционирования нейронных систем неокортекса.

Элементарные нейронные ансамбли являются «кирпичиками», наиболее простыми элементами, из которых могут складываться более крупные нейронные объединения в виде динамической мозаики их пространственно-временного распределения. В узорах динамической мозаики отражаются воспринимаемые события и вызываемые ими акты нервной деятельности. Несколько элементарных нейронных ансамблей, расположенных в разных слоях коры, объединены в вертикальные колонки коры.

Колонкам корковых нейронов присуща тонкая функциональная специализация. Так, в соматосенсорной коре каждая колонка иннервирует только одно спинальное моторное ядро и получает строго определенные, топографически раздельные кожные и проприоцептивные сигналы с конечности, иннервируемой этим ядром.

Элементарные нейронные ансамбли и вертикальные колонки коры представляют начальные уровни нейронных объединений в коре, т.е. их микросистемы. Следующим этапом интеграции нейронов является объединение нескольких вертикальных микроколонок в более крупное объединение – макроколонку, или функциональный корковый модуль. Структурной основой образования таких корковых модулей является горизонтальное ветвление аксонов специфических таламокортикальных афферентов, а также горизонтальные связи аксонов звездчатых клеток и аксонных коллатералей пирамидных нейронов.

Подкорковые ядра. В белом веществе полушарий мозга находятся базальные, или подкорковые, ядра, филогенетически более древние, чем кора (рис. 9). К ним относятся полосатое тело, ограда и миндалевидное тело.

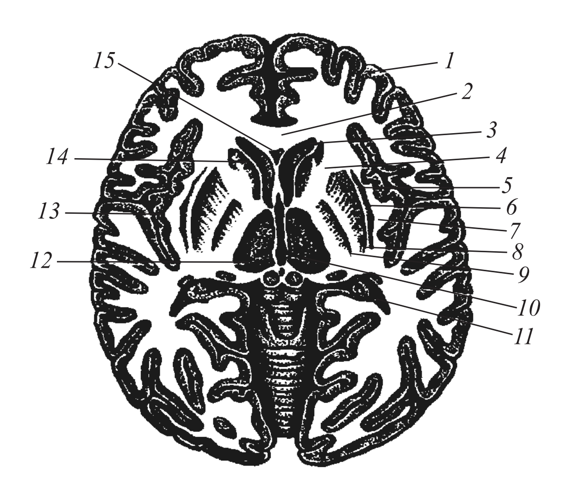

Рис. 9. Базальные ядра головного мозга:
1 – кора большого мозга; *2* – колено мозолистого тела; *3* – передний рог бокового желудочка; *4* – внутренняя капсула; *5*, *7* – наружные капсулы; *6* – ограда; *8* – скорлупа; *9* – бледный шар; *10* – III желудочек; *11* – задний рог бокового желудочка; *12* – зрительный бугор; *13* – корковое вещество островка; *14* – головка хвостатого ядра; *15* – полость прозрачной перегородки

Полосатое тело состоит из хвостатого и чечевицеобразного ядер. *Хвостатое ядро* лежит латеральнее и выше таламуса. Головка его располагается в лобной доле и выступает в боковой желудочек, тело лежит под теменной долей, хвост участвует в образовании бокового желудочка. *Чечевицеобразное ядро* расположено латеральнее хвостатого, внутренняя капсула (полоска белого вещества) отделяет его от последнего и от таламуса. Оно состоит из бледного шара внутри и скорлупы снаружи. Наружная капсула (полоска белого вещества) отделяет его от ограды. Полосатое тело участвует в управлении движениями и регуляции мышечного тонуса, а также играет роль в процессах запоминания двигательных программ. Раздражение структур полосатого тела приводит к нарушению обучения и памяти. Считается, что полосатое тело оказывает тормозящее влияние на различные проявления двигательной активности и эмоциональные компоненты двигательного поведения, в том числе и на агрессивные реакции. *Ограда* представляет собой тонкую пластинку серого вещества и прилегает снаружи к скорлупе. *Миндалевидное тело* располагается в височной доле. С помощью передней спайки оно соединяется с одноименным телом другой стороны. Миндалевидное

тело принимает разнообразные афферентные импульсы и отвечает за эмоциональные реакции организма.

Белое вещество переднего мозга. Белое вещество образуется из миелинизированных нервных волокон, среди которых выделяют проекционные, ассоциативные и комиссуральные волокна.

Проекционные волокна обеспечивают двустороннюю связь коры со всеми рецепторами организма и всеми рабочими органами. Ассоциативные и комиссуральные волокна объединяют кору полушарий в целостную динамическую систему. Проекционные нервные волокна делят на восходящие и нисходящие волокна.

Восходящие волокна соединяют кору полушарий с нижележащими центрами и передают импульсы к коре, а нисходящие волокна передают информацию от коры к нижерасположенным структурам мозга и рабочим органам. Восходящие волокна представлены слуховыми и таламическими лучистостями.

Нисходящие пути идут от коры больших полушарий. Различают шесть основных путей, по которым информация от коры больших полушарий достигает нижерасположенных структур мозга.

Ассоциативные нервные волокна соединяют между собой различные участки коры в пределах одного и того же полушария. Среди них есть волокна, которые на всем своем протяжении остаются в толще самой коры, – это *интракортикальные ассоциативные волокна*. Их очень много, особенно в поверхностных слоях коры. Те ассоциативные волокна, которые выходят из коры в белое вещество, а затем вновь возвращаются в кору в другом месте, называются *экстракортикальными ассоциативными волокнами*. Они подразделяются на короткие и длинные. Короткие ассоциативные пути представлены дугообразными волокнами большого мозга, которые соединяют соседние извилины мозга. К длинным ассоциативным путям относятся:

- верхний продольный пучок, соединяющий лобную, затылочную и теменную доли;
- нижний продольный пучок, связывающий затылочную долю с височной;
- крючковидный пучок, связывающий полюс лобной доли с крючком височной доли и смежными с ним извилинами;
- пояс, соединяющий область обонятельного треугольника и подмозолистое поле с крючком.

Комиссуральные нервные волокна соединяют участки различных полушарий. К ним относятся мозолистое тело, передняя спайка и спайка свода.

Мозолистое тело – главное соединительное звено полушарий мозга. Оно представляет собой вытянутое образование длиной 7–9 см и является самой большой спайкой, или комиссурой, мозга. Отходящие от мозолистого тела волокна в каждом полушарии образуют лучистость мозолистого тела, которая представлена лобной, теменной, височной и затылочной частями.

Передняя спайка состоит из двух частей. Передняя часть соединяет между собой крючки обеих височных долей, а задняя – связывает парагиппокампальные извилины. Таким образом, эта спайка относится к обонятельному мозгу.

Спайка свода расположена между ножками свода (под валиком мозолистого тела) и соединяет правый и левый гиппокамп. Нервные волокна этой спайки начинаются в сером веществе гиппокампа одной стороны, вступают в ножки свода, переходят через среднюю линию и направляются в серое вещество гиппокампа другой стороны.

Свод относится к белому веществу мозга, а также к обонятельному мозгу. Представляет собой сильно изогнутый удлиненный тяж, состоящий из продольных проекционных волокон. В нем различают тело, ножки и столбы. Тело свода располагается под мозолистым телом. Боковые поверхности тела свода свободно прилегают к таламусам, к их верхним поверхностям и медиальным верхним краям. Задний отдел свода – это правая и левая ножки свода. Они срастаются с нижней поверхностью мозолистого тела.

Таким образом, свод с помощью мощных проекционных волокон соединяет между собой крючок парагиппокампальной извилины с сосцевидными телами, а в конечном итоге – обонятельный мозг (гиппокамп, парагиппокампальную извилину), таламус, гипоталамус и средний мозг.

Мозговые оболочки головного и спинного мозга

Спинной и головной мозг окружен тремя мозговыми оболочками – твердой, паутинной и мягкой (рис. 10).

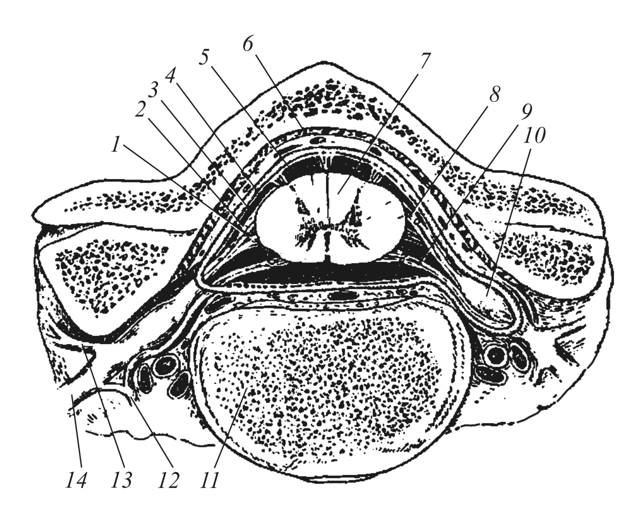

Рис. 10. Оболочки спинного мозга:
1 – мягкая мозговая оболочка; *2* – подпаутинное пространство; *3* – паутинная оболочка; *4* – субдуральное пространство; *5* – твердая мозговая оболочка; *6* – желтая связка; *7* – спинной мозг; *8* – задний корешок; *9* – передний корешок; *10* – спинномозговой узел; *11* – тело позвонка; *12* – соединительная ветвь к симпатическому узлу; *13* – задняя ветвь спинномозгового нерва; *14* – передняя ветвь спинномозгового нерва

Твердая оболочка является самой наружной и представляет собой оболочку из плотной фиброзной ткани с большим количеством эластических волокон. Наружная ее поверхность шероховатая (она обращена к внутренней поверхности позвоночного канала и костей черепа), а внутренняя – гладкая, покрыта плоскими клетками.

В спинном мозге между твердой оболочкой и позвонками образуется пространство, которое заполнено жировой и рыхлой соединительной тканью. В нем расположена обширная сеть венозных сосудов (внутренние позвоночные венозные сплетения). Это пространство получило название *эпидурального пространства*.

В головном мозге твердая мозговая оболочка сращена с надкостницей черепа, т.е. эпидурального пространства в полости черепа нет. Однако между двумя пластинками твердого вещества залегают синусы твердой мозговой оболочки, представляющие собой коллекторы, по которым венозная кровь из вен головного мозга, глаз, твердой мозговой оболочки и черепных костей собирается в систему внутренних яремных вен. Синусы имеют туго натянутые стенки и в них отсутствуют клапаны.

Твердая мозговая оболочка иннервируется глазничной ветвью тройничного нерва, а также ветвями блуждающего нерва и симпатическими волокнами.

Паутинная оболочка представляет собой тонкую, полупрозрачную соединительнотканную оболочку, лишенную сосудов и покрытую эндотелием. Она располагается кнутри от твердой оболочки. Пространство между твердой и паутинной оболочками называется *субдуральным пространством*. В нем проходят выходящие из мозга нервные корешки. Корешки сопровождаются паутинной и мягкой оболочками, которые служат наружным влагалищем для нервов.

В спинном мозге паутинная оболочка с помощью многочисленных трабекул срастается с мягкой оболочкой. Между паутинной и мягкой оболочками находится *субарахноидальное* (*подпаутинное*) пространство, которое заполнено спинномозговой жидкостью.

В головном мозге паутинная оболочка связана с твердой мозговой оболочкой грануляциями паутинной оболочки, а с мягкой оболочкой – подпаутинными трабекулами. Субдуральное пространство, как и в спинном мозге, заполнено спинномозговой жидкостью. Грануляции паутинной оболочки представляют собой органы, осуществляющие путем фильтрации отток спинномозговой жидкости в венозные синусы твердой мозговой оболочки.

Паутинная оболочка головного мозга покрывает только извилины, не заходя в борозды мозга, т.е. перекидывается как бы мостиком от извилины к извилине. Поэтому в местах, где нет плотного контакта с мозгом, формируется подпаутинное (субарахноидальное) пространство. В отдельных местах эти пространства имеют сравнительно большие размеры, отчего и получили название цистерн.

Все подпаутинные полости мозга сообщаются между собой с полостью IV желудочка, а через этот желудочек – с полостью остальных желудочков мозга. В подпаутинном пространстве собирается спинномозговая жидкость (ликвор) из разных отделов мозга.

Мягкая, или ***сосудистая***, ***оболочка*** является самой внутренней оболочкой мозга. Она окутывает головной и спинной мозг и даже следует внутрь мозговых борозд, проходя в само вещество мозга. Мягкая оболочка образована нежной рыхлой соединительной тканью. Она состоит из двух слоев пучков коллагеновых волокон (наружного продольного и внутреннего

кругового). В толще мягкой оболочки залегает большое количество кровеносных сосудов и нервов. Сопровождая сосуд в ткань мозга, мягкая оболочка создает для него влагалище. В этих влагалищах имеются узкие щели, которые сообщаются с подпаутинным пространством. Сосудистая оболочка в спинном мозге образует пластинку – зубчатую связку. Зубцы этой связки прирастают к паутинной оболочке, а вместе с ней – и к твердой оболочке. Они удерживают спинной мозг в срединном положении, как бы подвешивая его в субарахноидальном пространстве, содержащем спинномозговую жидкость. Зубчатая связка делит субарахноидальное пространство спинного мозга на передний и задний отделы.

Ликвор – спинномозговая, или цереброспинальная, жидкость. Одномоментно в желудочках мозга и подпаутинном пространстве спинного и головного мозга находится около 120–150 мл ликвора, причем большая часть его приходится на подпаутинные пространства и только 20–40 мл содержится в желудочках мозга. Ликвор – это прозрачная, бесцветная жидкость с низкой плотностью и низким содержанием биологически активных веществ. Ликвор содержит такое же количество солей, как и плазма крови, его pH близок к pH крови. В ликворе мало белка, небольшое количество лейкоцитов, в том числе лимфоцитов, отсутствуют ферменты и иммуноглобулины.

Ликвор выполняет разнообразные физиологические функции и представляет собой жидкую среду, в которой находится мозг. Это предохраняет ткань мозга от толчков и сотрясений. Иначе говоря, ликвор необходим для обеспечения мягким тканям мозга гидравлической подушки, создающей надежную механическую защиту нервных клеток. Ликвор принимает участие в питании, метаболических процессах нервной ткани, в удалении за ее пределы продуктов обмена веществ. Одновременно он заменяет лимфу, т.е. с помощью ликвора осуществляется дренирование тканей мозга и удаление из них частей клеток и крупных молекул в венозную систему.

Ликвор обеспечивает постоянство водно-осмотической среды, нормальное кровоснабжение в полости черепа, а также проявляет защитное действие, обладая бактерицидными свойствами и являясь компонентом иммунной системы мозга.

Ликвор образуется в основном из крови в результате ультрафильтрации и своеобразной секреторной деятельности сосудистых сплетений, расположенных в желудочках мозга. Ин-

нервация сосудистых сплетений и наличие в них рецепторов указывают на то, что процесс ликворообразования регулируется ЦНС.

Из боковых желудочков мозга ликвор поступает через межжелудочковые отверстия в III желудочек; из него через сильвиев водопровод – в IV желудочек и затем через срединное отверстие – в мозжечково-мозговую цистерну. Из боковых углублений IV желудочка через латеральные отверстия ликвор также направляется в мозжечково-мозговую цистерну.

Другим источником образования ликвора является тканевая жидкость. За сутки образуется около 550 мл ликвора. Это означает, что примерно каждые 6 ч происходит полное его обновление.

Особенности мозгового кровотока

Мозг потребляет значительно больше кислорода, чем другие ткани организма. Составляя 2–3% общей массы организма, мозговая ткань поглощает в состоянии покоя до 13–20% кислорода, потребляемого всем организмом. Такое потребление обеспечивается интенсивным мозговым кровотоком – в расчете на 100 г ткани ежеминутно в мозг приходит около 50 мл крови. В среднем мозг массой 1500 г получает ежеминутно около 750 мл крови. При интенсивной умственной деятельности общий мозговой кровоток возрастает, хотя и незначительно.

Головной мозг, как никакой другой орган, требует регулярного и точно дозированного поступления и оттока крови. От того, получают ли клетки мозга с кровью необходимое количество питательных веществ, своевременно ли удаляются продукты их жизнедеятельности, зависят здоровье и сама жизнь человека.

Это объясняется тем, что головной мозг, обладая высокой интенсивностью обменных процессов, лишен субстрата, обеспечивающего питание нервной ткани за счет анаэробных процессов. Поэтому даже кратковременное нарушение кровоснабжения вызывает серьезные изменения работы клеток. Через 1,5–2 мин после прекращения поступления крови наступает потеря сознания. Если обескровливание продолжается до 3 мин, то возникают структурные нарушения нервных клеток. Через 5–6 мин наступают необратимые изменения

и их гибель. Таким образом, нормальная деятельность головного мозга возможна только при достаточном количестве кислорода, поступающего из крови.

Артериальный приток крови. Подача крови в головной мозг идет по четырем магистральным сосудам: по двум внутренним сонным и по двум позвоночным артериям. У человека по сонным артериям к головному мозгу притекает до 70–90% крови – значительно больше, чем по позвоночным. Поэтому закупорка одной внутренней сонной артерии человека в 75% случаев приводит к тяжелым нарушениям функций мозга.

Эти четыре магистральные артерии, войдя в череп, сливаются вместе и образуют на основании мозга анастомоз, или артериальное кольцо, которое получило название артериального (виллизиевого) круга. Конструкция виллизиева круга гарантирует полную возможность перехода крови из передней части в заднюю, из правой половины в левую. Из-за важности артериального круга мозга для нормальной жизнедеятельности всего организма его называют «сердцем мозга».

От виллизиева круга берут начало сосуды, идущие на наружную поверхность мозга и образуют сети сосудов, от которых отходят вглубь мозга внутримозговые артерии, дающие многочисленные мозговые капилляры. Сети сосудов, находящиеся на поверхности мозга, связаны между собой многочисленными анастомозами, способствующими быстрому перемещению крови из одной области мозга в другую, обеспечивая, как и в виллизиевом круге, высокую надежность кровообращения. Большое количество анастомозов между соседними артериями обеспечивает одинаковое давление крови по всей поверхности больших полушарий и внутри мозга.

Внутримозговые ветви артерий вступают в кору полушарий на некотором относительно постоянном расстоянии друг от друга. В среднем на 1 $см^3$ мозга человека приходится от 12 до 27 артерий. При этом серое вещество мозга снабжается кровью значительно обильнее, чем белое. Так, 1 $мм^3$ коры мозга содержит в среднем 1000 мм капилляров, а белое вещество – около 200 мм.

Особенностью питающих сосудов коры больших полушарий является то, что артерии, спускающиеся вглубь мозга, принимают радиальное направление, поэтому их называют *радиальными.* По мере погружения они ветвятся на более мелкие артерии. Среди них выделяют короткие радиальные

артерии, кровоснабжающие верхние три слоя коры, и длинные, обеспечивающие кровью нижние слои коры и белое вещество.

Стенки артериальных сосудов содержат слой эндотелиальных клеток, один-два слоя гладкомышечных клеток и соединительнотканную наружную оболочку, в которой находятся пучки коллагеновых волокон. Эти волокна образуют сетевидный каркас. В крупных артериях здесь же располагаются так называемые струны, стабилизирующие конфигурации сосудов и ограничивающие возможность расширения их просвета. Кроме того, в наружной оболочке артерий имеются клетки, содержащие в своей цитоплазме многочисленные плотные гранулы. В гранулах таких клеток содержатся биологически активные вещества (гистамин, гепарин, норадреналин, серотонин), способные оказывать влияние на проницаемость эндотелия и сокращение гладких мышц. Артериолы имеют один сплошной слой гладкомышечных клеток, которые в прекапиллярных артериолах выполняют роль сфинктера, регулирующего кровенаполнение капилляра. Следует отметить, что гладкомышечные клетки в мозговых артериях расположены в виде пологой спирали. При таком расположении гладкомышечных клеток сокращение или расширение сосуда существенно не меняет толщину стенки, что имеет немаловажное значение для функционирования мозговых сосудов.

Артерии мозга проходят в каналах, образованных мягкой мозговой оболочкой. Они окружены свободно перемещающейся спинномозговой жидкостью, что создает благоприятные условия для изменения их диаметра, не оказывая при этом механического воздействия на ткань головного мозга.

Сосуды за счет наличия в них гладкомышечных клеток способны менять свой просвет при действии гуморальных факторов, а также при возбуждении парасимпатических и симпатических волокон.

Капиллярная сеть. Капилляры обеспечивают поступление к нейронам и нейроглии кислорода и питательных веществ, а также удаление углекислого газа и различных метаболитов. При этом капилляры мозга создают гематоэнцефалический барьер, обеспечивающий избирательную проницаемость для одних веществ и полную непроходимость для других веществ.

Для мозга характерна высокая насыщенность капиллярами, особенно в сером веществе, где плотность капилляров

в 2–3 раза выше, чем в белом веществе. Особенно много капилляров в гипоталамусе и коре мозжечка.

Стенка мозговых капилляров образована одним слоем тонких длинноотростчатых эндотелиальных клеток и узким слоем базальной мембраны, состоящей из переплетений тончайших волоконец. Это свойство стенки капилляра и обеспечивает гематоэнцефалический барьер (ГЭБ) (рис. 11). Доказательством наличия ГЭБ служат данные о том, что характер действия на организм некоторых веществ при их введении в кровь или ликвор может быть совершенно различен. Если в кровь вводится вещество, которое не проходит через ГЭБ, то реакция организма на его введение будет зависеть только от того, как на введенное вещество реагируют периферические органы. Если же это вещество вводится непосредственно в ликвор, то реакция на его введение в первую очередь зависит от действия вещества на нервные центры. Так, внутривенное введение АТФ снижает системное артериальное давление (вследствие расширения артерий и артериол большого круга кровообращения), в то время как введение АТФ непосредственно в ликвор повышает артериальное давление в результате его возбуждающего действия на сосудодвигательный центр продолговатого мозга.

Гематоэнцефалический барьер поддерживает относительное постоянство состава и свойств внутренней среды. Он предохраняет от попадания в мозг норадреналина, серотонина, адреналина и ряда других веществ, которые постоянно циркулируют в крови. Такое вещество, как билирубин, даже при желтухе, когда его содержание в крови резко повышено, не проходит через ГЭБ и отсутствует в мозге. Не проходят через ГЭБ и такие вещества, как соединения йода, соли азотной кислоты, соли салициловой кислоты, метиленовая синь, все коллоиды, иммунные тела, антибиотики. Таким образом, ГЭБ защищает центральную нервную систему от попаданий чужеродных, не свойственных организму веществ. В то же время возможности ГЭБ имеют определенные пределы. Через этот барьер в мозг (и в ликвор) легко попадают алкоголь, хлороформ, стрихнин, морфин, столбнячный токсин. Этим объясняется быстрое действие на нервную систему указанных веществ при их поступлении в организм.

Защитная функция ГЭБ менее развита к моменту рождения и в раннем возрасте, формируясь в постнатальном периоде. Поэтому у ребенка при различных заболеваниях часто по-

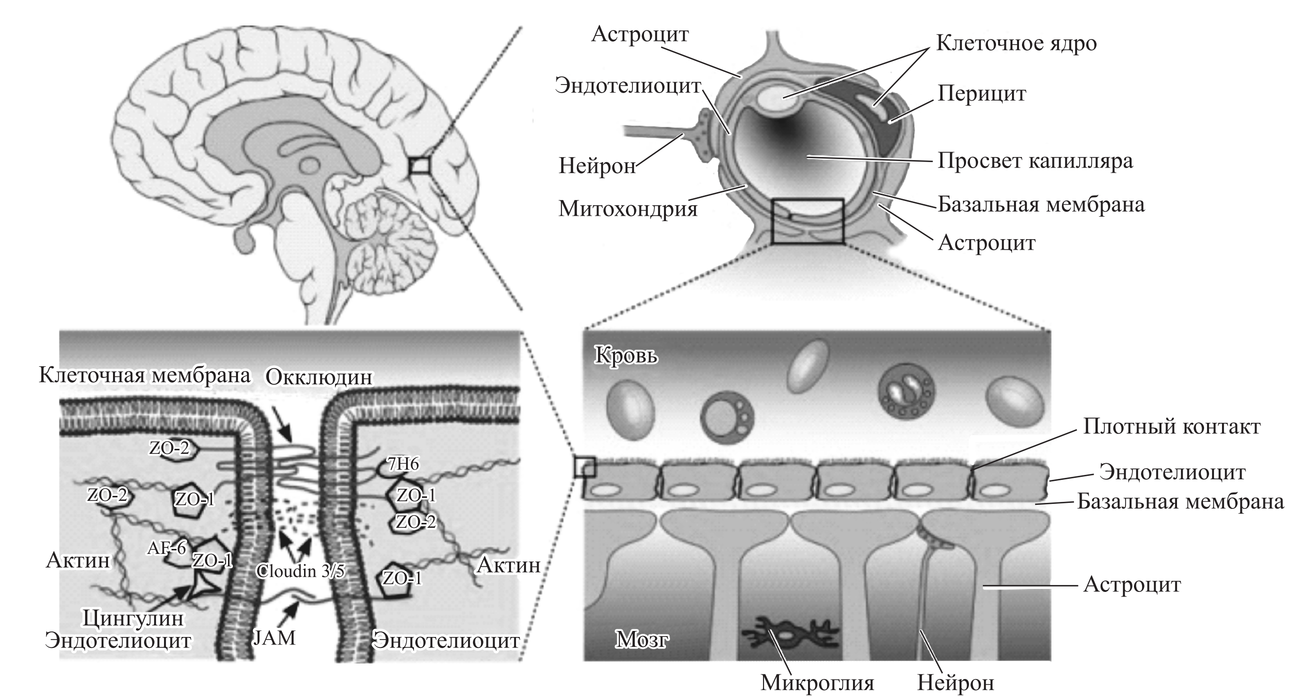

Рис. 11. Строение ГЭБ – от ткани мозга к плотному контакту

являются судороги и значительно повышается температура тела, что указывает на легкое проникновение токсических веществ в цереброспинальную жидкость.

Повышению проницаемости ГЭБ способствуют следующие факторы:

- нарушение анатомической структуры мозга;
- введение некоторых лекарственных препаратов (например, антибиотиков);
- длительная бессонница и голодание, усиленная мышечная работа (переутомление);
- низкая (34 °С) или высокая (42–43 °С) температура тела;
- алкалоз (рН до 7,7) и ацидоз (рН до 6,6);
- введение гипер- и гипотонических растворов в кровь;
- наркоз.

Венозный отток. Капилляры мозга переходят в радиальные внутримозговые вены, которые на поверхности мозга образуют вены. Кровь из них вливается в венозные синусы, образованные твердой мозговой оболочкой. В конечном итоге венозная кровь от мозга оттекает в яремные вены.

Венозное русло головного мозга имеет значительно большую емкость по сравнению с артериями, а также выраженную сеть анастомозов, позволяющих крови оттекать в направлении как глубоких, так и поверхностных сосудов. Имеются многочисленные пути оттока крови из черепа. Это дает возможность быстро и равномерно выводить продукты обмена нейронов, создавая благоприятные условия для работы мозга.

Вены головного мозга имеют очень тонкую стенку. Она представлена эндотелием и базальной мембраной. Гладкомышечные клетки встречаются лишь в некоторых глубоких внутримозговых венах или в местах впадения вен в венозные синусы головного мозга. Эндотелий вен обладает способностью к активному транспорту, в том числе к пиноцитозу. Однако с участием этого механизма эндотелиальные клетки вен способны перемещать в большом объеме только воду. Тем самым обеспечивается своевременная регуляция объема мозга.

Тестовые задания

1. В продолговатом мозге располагаются:
а) IX–XII пары черепно-мозговых нервов;
б) V–VIII пары черепно-мозговых нервов;
в) III–IV пары черепно-мозговых нервов;
г) I–II пары черепно-мозговых нервов.

2. На поверхности продолговатого мозга различают:
а) переднюю срединную щель, заднюю срединную борозду;
б) передние латеральные и задние латеральные борозды;
в) переднюю срединную щель, заднюю срединную борозду, передние латеральные и задние латеральные борозды;
г) все вышеперечисленное.

3. Пирамиды располагаются:
а) по обеим сторонам от передней срединной щели;
б) по обеим сторонам от задней срединной борозды;
в) по обеим сторонам от латеральных борозд;
г) а + б.

4. Белое вещество продолговатого мозга:
а) состоит из продольных и поперечных волокон;
б) содержит длинные и короткие проводящие пути;
в) содержит ядра шатра, шаровидные и пробковидные ядра, зубчатое ядро;
г) состоит из красного ядра, черной субстанции.

5. Мост мозга включает следующие пары черепно-мозговых нервов:
а) IX–XII;
б) V–VIII;
в) III–IV;
г) I–II.

6. С мозжечком мост связывают:
а) верхние ножки;
б) средние ножки;
в) нижние ножки;
г) все вышеперечисленное.

7. Структурные части среднего мозга:
а) варолиев мост, боковые полушария, червь;
б) ножки и крыша мозга;
в) парные зрительные бугры, латеральные и медиальные коленчатые тела, подбугорная и надбугорная области;
г) боковые полушария и червь.

8. Красное ядро среднего мозга:
а) является центром ориентации рефлексов на зрительные раздражения;
б) служит центром ориентировочных рефлексов на слуховые раздражения;
в) является началом текто-спинномозгового пути;
г) поддерживает тонус мускулатуры туловища и конечностей.

9. В среднем мозге располагаются ядра:
а) IX–XII пар черепно-мозговых нервов;
б) V–VIII пар черепно-мозговых нервов;
в) III–IV пар черепно-мозговых нервов;
г) I–II пар черепно-мозговых нервов.

10. Центры ориентировочных рефлексов на зрительные раздражения располагаются:
а) в мосте мозга;
б) в верхнем двухолмии крыши среднего мозга;
в) в нижнем двухолмии крыши среднего мозга;
г) в ножках мозга.
11. Структурные части мозжечка:
а) варолиев мост, боковые полушария, червь;
б) ножки и крыша мозга;
в) парные зрительные бугры, латеральные и медиальные коленчатые тела, подбугорная и надбугорная области;
г) боковые полушария и червь.
12. Серое вещество мозжечка представлено:
а) ядрами V–VIII черепных нервов;
б) корой и ядрами;
в) ядром оливы, ретикулярной формацией, ядрами IX–XII нижних черепных нервов, жизненно важными центрами дыхания и кровообращения;
г) красным ядром, ядрами III–IV черепных нервов.
13. Нижние ножки мозжечка идут:
а) к продолговатому мозгу;
б) к мосту;
в) к среднему мозгу;
г) к промежуточному мозгу.
14. Ядра шатра мозжечка обеспечивают:
а) общий мышечный тонус;
б) равновесие тела;
в) работу мускулатуры шеи и туловища;
г) работу мускулатуры конечностей.
15. Структурные части промежуточного мозга:
а) варолиев мост, боковые полушария, червь;
б) ножки и крыша мозга;
в) парные зрительные бугры, латеральные и медиальные коленчатые тела, подбугорная и надбугорная области;
г) боковые полушария и червь.
16. Зрительным бугром называют:
а) гипоталамус;
б) таламус;
в) четверохолмие;
г) ретикулярную формацию.
17. Какой отдел мозга является высшим подкорковым центром вегетативных функций:
а) продолговатый мозг;
б) средний мозг;
в) гипоталамус;
г) передний мозг.

18. Серый бугор гипоталамуса является центром:
а) автономной нервной системы;
б) зрения;
в) слуха;
г) голода и жажды.

19. Латеральная и дорсальная группы ядер гипоталамуса:
а) снижают тонус симпатической нервной системы;
б) повышают тонус симпатической нервной системы;
в) являются центром вегетативной нервной системы;
г) отвечают за голод и жажду, терморегуляцию и половое поведение.

20. В каком отделе мозга происходит объединение двух уровней регуляции функций организма – нервной и гуморальной:
а) в таламусе;
б) в гипоталамусе;
в) в переднем мозге;
г) в базальных ганглиях.

21. Специфические ядра таламуса:
а) получают информацию от всех видов рецепторов и передают ее диффузно по коре;
б) получают информацию от определенных видов рецепторов и посылают ее в строго определенные зоны коры;
в) получают только болевую информацию;
г) отвечают за процессы памяти и эмоции.

22. Какой отдел мозга, получая всю чувствительную информацию, кроме обонятельной, называется «воротами» мозга:
а) продолговатый мозг;
б) таламус;
в) гипоталамус;
г) передний мозг.

23. К базальным ганглиям относятся:
а) древняя и старая кора;
б) поясничная извилина, гиппокамп и миндалина;
в) полосатое тело, ограда и миндалевидное тело;
г) ретикулярная формация и мозолистое тело.

24. За эмоциональные реакции организма отвечает:
а) полосатое тело;
б) хвостатое ядро;
в) ограда;
г) миндалевидное тело.

25. Миндалевидное тело – это:
а) вытянутое возвышение на стенке нижнего рога, соответствующее одноименной борозде, входит в состав обонятельного мозга;
б) группа нейронов, спереди от нижнего рога бокового желудочка, связанная с корой медиальной поверхности полушария и являющаяся частью обонятельного мозга;

в) массивный поперечный тяж волокон, соединяющий правое и левое полушария в глубине продольной щели большого мозга;
г) образование, располагающееся в височной доле и соединяющееся с телом другой стороны.

26. В чечевицеобразном ядре различают:
а) скорлупу и капсулу;
б) внутреннюю капсулу, наружную капсулу;
в) бледный шар, скорлупу;
г) капсулу и ядро.

27. В переднем мозге располагаются ядра:
а) IX–XII пар черепных нервов;
б) V–VIII пар черепных нервов;
в) III–IV пар черепных нервов;
г) I–II пар черепных нервов.

28. Конечный мозг состоит:
а) из промежуточного мозга и коры больших полушарий;
б) из двух полушарий большого мозга;
в) из коры большого мозга, мозолистого тела, полосатого тела и обонятельного мозга;
г) из ножек мозга, покрышки и пластинки четверохолмия.

29. Центральная борозда:
а) является глубокой бороздой между височной долей снизу, лобной и теменной – сверху;
б) находится между предцентральной и постцентральной извилинами;
в) отделяет мозолистое тело от отдельных долей полушария;
г) расположена на верхнелатеральной поверхности полушария вблизи его затылочного полюса у заднего конца шпорной борозды.

30. Обонятельные луковицы, обонятельные тракты и обонятельные бугорки объединяются:
а) в базальные ганглии;
б) в древнюю кору;
в) в старую кору;
г) в новую кору.

31. Гомеостаз организма обеспечивает:
а) миндалина;
б) старая кора;
в) древняя кора;
г) лимбическая система.

32. Толщина коры больших полушарий:
а) от 0,05 до 0,5 мм;
б) от 0,25 до 1,3 мм;
в) от 1,3 до 4,5 мм;
г) от 0,9 до 3,6 мм.

33. Центр моторной речи располагается:
а) в средней лобной извилине;
б) в предцентральной извилине;
в) в верхней височной извилине;
г) в постцентральной извилине.

34. Центр чтения находится:
а) в верхней теменной извилине;
б) в латеральной извилине;
в) в угловой извилине;
г) в верхней височной извилине.

35. Укажите правильную последовательность расположения слоев нейронов в коре больших полушарий:
а) молекулярный – наружный зернистый – наружный пирамидный – внутренний зернистый – внутренний пирамидный – полиморфный;
б) молекулярный – наружный зернистый – полиморфный – внутренний пирамидный – пирамидный – внутренний зернистый;
в) пирамидный – внутренний зернистый – молекулярный – наружный зернистый – внутренний пирамидный – полиморфный;
г) полиморфный – наружный зернистый – пирамидный – молекулярный – внутренний зернистый – внутренний пирамидный.

Глава 4. ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Вегетативная, или автономная, нервная система (ВНС) представляет собой совокупность нейронов головного и спинного мозга, нервных ганглиев и нервных сплетений, иннервирующих гладкую мускулатуру всех органов, сердце и железы и участвующих в регуляции деятельности внутренних органов (рис. 12). При этом в ней выделяют три основных отдела – симпатический, парасимпатический и метасимпатический.

Главная функция ВНС состоит в поддержании постоянства внутренней среды при различных воздействиях на организм, что достигается путем согласованной регуляции деятельности всех сосудов, внутренних органов и систем в условиях покоя и при выполнении любого вида деятельности человека и животных в различных условиях среды обитания и в соответствии с текущими потребностями организма.

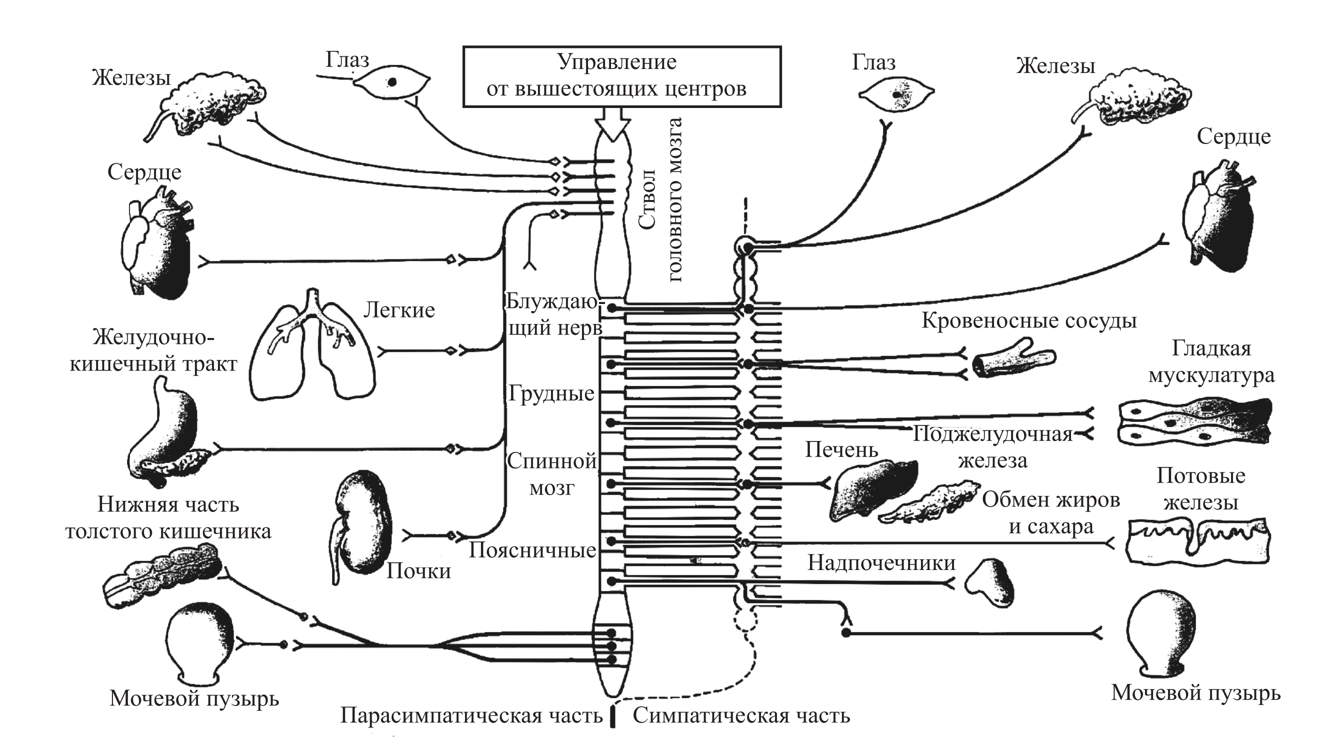

Рис. 12. Вегетативная нервная система

Симпатический отдел ВНС способствует мобилизации деятельности жизненно важных органов, а также повышению энергообразования в соответствующих внутренних органах и скелетных мышцах за счет активации гликогенолиза, глюконеогенеза, липолиза и других процессов, т.е. проявляет эрготропное действие. Кроме того, симпатическая система оказывает адаптационно-трофическое влияние, расширяя тем самым возможности адаптации к неблагоприятным условиям среды существования.

Парасимпатический отдел ВНС оказывает трофотропное действие, т.е. способствует восстановлению нарушенного во время активности организма гомеостаза, а также оптимальному функционированию деятельности желудочно-кишечного тракта. При этом деятельность обоих отделов ВНС учитывает интересы организма как единого целого.

Метасимпатический отдел ВНС оказывает регулирующее воздействие на деятельность отдельных сегментов или областей органа, воздействуя на его гладкомышечные структуры или железистый эпителий (пищеварительный тракт, мочеполовой тракт, дыхательные пути, репродуктивный тракт), а также на мышечные клетки сердца.

Классификация отдельных компонентов ВНС. В каждом отделе спинного и головного мозга, а также на периферии имеются скопления нейронов, которые относятся к вегетативной нервной системе. Вегетативная нервная система – это центральные структуры, расположенные в стволе мозга и в спинном мозге, вегетативные узлы (или ганглии) и идущие от них к органу постганглионарные волокна. К центральным структурам ВНС относят парасимпатические ядра III, VII, IX и X пар черепно-мозговых нервов, парасимпатические нейроны спинного мозга, а также симпатические нейроны, находящиеся в боковых рогах спинного мозга. Имеются вегетативные центры регуляции висцеральных функций, которые контролируют деятельность собственно вегетативной нервной системы, т.е. координируют деятельность всех трех отделов вегетативной нервной системы. Эти центры расположены:

- в продолговатом мозге и в мосте (центры регуляции отдельных систем организма, например, дыхательный, сосудодвигательный, кардиоингибирующий центры);
- ретикулярной формации ствола (моноаминергическая система);

• гипоталамусе и других структурах лимбической системы (центры регуляции деятельности внутренних органов, сосудов и различных гомеостатических процессов);

• мозжечке, базальных ядрах и структурах новой коры полушарий головного мозга.

Все эти образования предложено называть надсегментарными структурами ВНС или высшими вегетативными центрами, основной задачей которых является организация деятельности функциональных систем, ответственных за регуляцию психических, соматических и висцеральных функций.

Для упрощения представлений о многоэтажной иерархической конструкции ВНС все ее ядра или отдельные нейроны, имеющие отношение к регуляции деятельности сосудов и внутренних органов, условно делят на четыре этажа.

Первый, или *базовый*, *этаж* представлен внутриорганными, сплетениями парасимпатического и метасимпатического отделов вегетативной нервной системы. По А.Д. Ноздрачеву, это низшие вегетативные рефлекторные центрамы.

Второй этаж – это паравертебральные и превертебральные ганглии, на уровне которых также могут замыкаться вегетативные рефлексы метасимпатического отдела ВНС.

Третий уровень – это центральные структуры симпатической и парасимпатической системы (скопление преганглионарных нейронов в стволе мозга и спинном мозге).

Четвертый этаж – это высшие вегетативные центры, или надсегментарные структуры, т.е. вегетативные нейроны ствола мозга, мозжечка, гипоталамуса и других компонентов лимбической системы, а также новой коры.

В вегетативной нервной системе выделяют симпатический и парасимпатический отделы. Эти отделы имеют центральную и периферические части. Центральные структуры расположены в среднем, продолговатом и спинном мозге; периферические представлены ганглиями и нервными волокнами. Многие внутренние органы получают как симпатическую, так и парасимпатическую иннервацию.

Симпатический отдел вегетативной нервной системы

Центральная часть симпатического отдела ВНС состоит из многочисленных мультиполярных нейронов, располагающихся в боковых рогах спинного мозга на протяжении от VIII

шейного до II–III поясничных сегментов. Эти нейроны, которые называют преганглионарными, образуют симпатический, или спинномозговой, центр Якобсона. Их аксоны (преганглионарные волокна) выходят из спинного мозга в составе его передних корешков через межпозвоночные отверстия. Вскоре после выхода симпатические волокна, идущие в составе спинномозговых нервов, отделяются от двигательных (соматических) волокон и далее идут самостоятельно в виде белых соединительных ветвей, вступая в ганглии пограничного симпатического ствола (околопозвоночные или паравертебральные ганглии). Часть волокон образует здесь синаптические контакты с нейронами данного ганглия, а часть проходит данный ганглий транзитом и формирует синаптические контакты либо с нейронами других ганглиев пограничного симпатического ствола, либо с нейронами превертебральных ганглиев. Эти ганглии лежат на большом расстоянии от ЦНС. Они входят в состав таких вегетативных сплетений, как чревное, верхнее и нижнее брыжеечные, брюшное аортальное, верхнее подчревное, нижнее подчревное (или тазовое). Именно на эффекторных нейронах превертебральных ганглиев заканчиваются преганглионарные волокна, прошедшие, не прерываясь, через узлы пограничного симпатического ствола. Аксоны нейронов превертебральных ганглиев достигают иннервируемых органов.

Периферическая часть симпатического отдела ВНС состоит:

- из правого и левого пограничных симпатических стволов;
- нервов, отходящих от этих стволов;
- сплетений (чревное, верхнее и нижнее брыжеечные сплетения, брюшное аортальное сплетение, верхнее и нижнее подчревные сплетения), которые залегают вне или внутри органов и образованы нервами, идущими от пограничного ствола, а также превертебральными ганглиями.

Симпатические стволы образованы ганглиями, связанными между собой межганглионарными ветвями. Оба ствола лежат по соответствующим сторонам позвоночного столба от уровня основания черепа до вершины копчика. Ганглии симпатического ствола – это совокупность нейронов, имеющих различную величину и веретенообразную форму. Число ганглиев симпатического ствола, за исключением шейного отдела, соответствует числу спинномозговых нервов: симпатический ствол содержит 3 шейных, 10–12 грудных, 4–5 поясничных,

4 крестцовых и 1 непарный узел, который залегает на передней поверхности копчика, объединяя оба симпатических ствола.

От каждого ганглия симпатического ствола отходят два рода ветвей: соединительные ветви; ветви, идущие к вегетативным сплетениям.

Соединительные ветви ганглиев симпатического ствола бывают двух видов: белые и серые. Белые ветви представляют собой преганглионарные (предузловые) нервные волокна, связывающие спинной мозг с симпатическим стволом. Белый вид этих волокон объясняется наличием в их составе миелинизированных нервных волокон, т.е. аксонов спинномозговых (преганглионарных) нейронов. Часть аксонов контактирует с нейронами данного ганглия, а часть проходит транзитом к соседним ганглиям или к превертебральным ганглиям.

Боковые рога располагаются лишь в пределах от VIII шейного до II–III поясничных сегментов спинного мозга, поэтому преганглионарные волокна для узлов, локализующихся выше (для области шеи) или ниже уровня указанных сегментов (для области нижних отделов поясничной и всей крестцовой области), следуют в межузловых ветвях симпатического ствола.

Серые соединительные ветви отходят от ганглиев симпатического ствола и вновь идут к спинномозговому нерву, в составе которого эти волокна без перерыва достигают регулируемых объектов – желез, гладких мышц или кардиомиоцитов. В составе серых ветвей идут постганглионарные волокна. Отсутствие миелина придает этим волокнам розово-серую окраску.

Таким образом, белые соединительные волокна и межузловые волокна содержат преганглионарные волокна, а серые – постганглионарные.

Брюшные вегетативные сплетения образуются ветвями грудного и поясничного отделов симпатического ствола. Эти ветви представляют собой преганглионарные волокна, прошедшие транзитом через ганглии симпатического ствола. Волокна подходят к симпатическим узлам, которые лежат впереди позвоночника, и вместе с блуждающим нервом, т.е. с волокнами парасимпатической системы, образуют следующие пять сплетений.

▶ *Чревное* (или *солнечное*) *сплетение* – самое крупное, непарное вегетативное сплетение, которое связано с грудным

аортальным и с верхним брыжеечным сплетениями. К чревному сплетению посылают свои ветви поясничные нервы – большой грудной внутренностный нерв, малый грудной внутренностный нерв, блуждающий нерв (правый и левый), поясничные узлы, грудное аортальное сплетение и диафрагмальный нерв. От чревного сплетения отходят множество ветвей, которые образуют вторичные, более мелкие сплетения, в том числе парные – надпочечниковое, почечное, яичниковое, мочеточниковое, диафрагмальные узлы, а также непарные – печеночное, селезеночное, желудочное и панкреатическое сплетения.

▶ *Верхнее брыжеечное сплетение* – крупное сплетение, в образовании которого принимают участие ветви чревного и брюшного аортального сплетений. Его ветви образуют более мелкие сплетения, в том числе кишечное.

▶ *Нижнее брыжеечное сплетение* – его ветви образуют верхнее прямокишечное сплетение; которое, в свою очередь, соединено со средним и нижним прямокишечными сплетениями.

▶ *Брюшное аортальное сплетение* – расположено спереди и по обе стороны аорты на протяжении от чревного ствола до бифуркации, откуда в каудальном направлении продолжается в верхнее подчревное сплетение.

▶ *Верхнее подчревное сплетение* – переходит в нижние подчревные левое и правое сплетения.

Крестцовые внутренностные нервы вместе с блуждающим нервом и ветвями других сплетений образуют в полости малого таза ряд тазовых сплетений, в том числе нижнее подчревное сплетение, которое лежит вокруг прямой кишки и около половых органов и мочевого пузыря. Ветви этого сплетения образуют более мелкие сплетения, в том числе среднее и нижнее прямокишечные, мочепузырное сплетения (от него идут верхний и нижний нервы мочевого пузыря), сплетение семявыносящего протока, предстательное сплетение, нервы пещеристых тел полового члена или клитора, маточно-влагалищное сплетение, ветвями которого являются мощные влагалищные нервы.

Парасимпатический отдел вегетативной нервной системы

Парасимпатический отдел автономной нервной системы имеет центральные и периферические образования. Как и в

симпатической части, передача возбуждения к исполнительному органу осуществляется по двухнейронному пути. Вместе с тем парасимпатический отдел имеет ряд особенностей:

- центральные структуры расположены в трех различных, далеко отстоящих друг от друга участках мозга (средний мозг, продолговатый мозг и крестцовый отдел спинного мозга);
- характеризуется наличием значительно более длинных преганглионарных и коротких постганглионарных волокон;
- парасимпатические волокна иннервируют только определенные зоны тела, которые также снабжаются симпатической и метасимпатической иннервацией.

Центральная часть парасимпатической нервной системы представлена скоплением парасимпатических нейронов III, VII, IX и X пар черепно-мозговых нервов. С учетом локализации этих нейронов головной отдел парасимпатической системы нередко подразделяется на среднемозговую (III пара) и ромбовидную часть, так как ядро VII пары находится в варолиевом мосту, а ядра IX и X пар – в продолговатом мозге.

Парасимпатическое добавочное ядро глазодвигательного нерва (III пары) залегает на дне водопровода среднего мозга на уровне верхних бугров четверохолмия. Оно регулирует активность сфинктера зрачка и ресничной мышцы глаза, благодаря которой обеспечивается механизм аккомодации.

Парасимпатическое ядро промежуточного нерва (VII пары) называется верхним слюноотделительным ядром. Оно лежит в области моста и регулирует деятельность подъязычной слюнной и многочисленных мелких слюнных желез слизистой оболочки дна полости рта. Часть нейронов этого слюноотделительного ядра промежуточного нерва (VII пары) регулирует деятельность соответственно слезных желез и многочисленных желез слизистой оболочки полости носа, твердого и мягкого нёба.

Парасимпатическое ядро языкоглоточного нерва (IX пары), т.е. нижнее слюноотделительное ядро, расположенное в задней части продолговатого мозга, регулирует деятельность околоушной слюнной железы, а также желез слизистой оболочки щек, губ, зева и корня языка.

Парасимпатическое ядро блуждающего нерва (X пары), находящееся в продолговатом мозге, предназначено для регуляции деятельности сердца, трахеи, бронхов, пищевода, желудка, печени и желчного пузыря.

Таким образом, парасимпатические ядра ствола мозга формируют основу центров слюноотделения, секреторной и моторной деятельности желудка, рвоты, слезотечения и сердечной деятельности.

Периферическая часть парасимпатического отдела представлена преганглионарными волокнами стволовых нейронов, проходящими в составе III, VII, IX и X пар черепно-мозговых нервов, а также периферическими парасимпатическими ганглиями, среди которых выделяют два типа – внестенные (или экстрамуральные) и внутристенные (или интрамуральные).

Экстрамуральные ганглии расположены вблизи иннервируемых органов. К ним относят пять крупных ганглиев головы, а также ряд узлов вегетативных сплетений грудной полости. Парасимпатические экстрамуральные узлы головы состоят преимущественно из клеток парасимпатической системы. Эти узлы располагаются по ходу ветвей тройничного нерва и связаны с ними соединительными ветвями. К узлам подходят три типа нервов – чувствительные, симпатические и парасимпатические. Первые два типа волокон проходят транзитом, при этом чувствительные волокна несут информацию к мозгу, а симпатические волокна (постганглионарные) – к иннервируемому органу. Волокна парасимпатических корешков заканчиваются на нейронах ганглиев. Аксоны этих нейронов, образуя постганглионарные волокна, достигают иннервируемого органа. Все три вида волокон формируют периферические ветви этих ганглиев.

Интрамуральные парасимпатические ганглии – это многочисленные нервно-клеточные скопления, которые залегают в стенках внутренних органов. Аксоны нейронов, находящиеся в этих ганглиях, подобно аксонам нейронов экстрамуральных ганглиев, образуют парасимпатические постганглионарные волокна, которые непосредственно контактируют с регулируемым органом.

Центральная часть крестцового отдела парасимпатической системы представлена нейронами, залегающими в боковых рогах серого вещества спинного мозга в области I–III или II–IV крестцовых сегментов в виде парного парасимпатического ядра. Эти нейроны образуют центры мочеиспускания, дефекации, эрекции и частично центр эякуляции. Поражение этих центров ведет к выпадению названных функций.

Метасимпатическая нервная система

К метасимпатической нервной системе относятся интрамуральные системы всех полых висцеральных органов, обладающих собственной автоматической двигательной активностью: сердце, бронхи, мочевой пузырь, пищеварительный тракт, матка, желчный пузырь и желчные пути.

Внутриорганный отдел имеет все звенья рефлекторной дуги: афферентный, вставочный и эфферентный нейроны, которые находятся в органе и нервных сплетениях внутренних органов. Этот отдел отличается более строгой автономностью, т.е. независимостью от ЦНС, так как не имеет прямых синаптических контактов с эфферентным звеном соматической рефлекторной дуги. Вставочные и эфферентные нейроны внутриорганной нервной системы имеют контакты с симпатическими и парасимпатическими нервами, а некоторые эфферентные нейроны могут быть общими с постганглионарными нейронами парасимпатической нервной системы. Все это обеспечивает надежность в деятельности органов. Внутриорганный отдел характеризуется наличием собственных сенсорного и медиаторного звеньев. Преганглионарные волокна выделяют ацетилхолин и норадреналин, постганглионарные – АТФ и аденозин, ацетилхолин, норадреналин, серотонин, дофамин, адреналин, гистамин и т.д.

В сфере управления этого отдела находятся гладкие мышцы, всасывающий и секретирующий эпителий, локальный кровоток, местные эндокринные и иммунные механизмы. Если с помощью ганглио-блокаторов выключить внутриорганную иннервацию, то орган теряет способность к осуществлению координированной ритмической моторной функции. Основная функциональная роль внутриорганного отдела – это осуществление механизмов, обеспечивающих относительное динамическое постоянство внутренней среды и устойчивость основных физиологических функций.

Отличие вегетативной нервной системы от соматической нервной системы

Вегетативная нервная система отличается от соматической нервной системы по ряду признаков.

▶ Рефлекторная дуга как соматического, так и вегетативного рефлексов состоит из трех звеньев: афферентного, вста-

вочного и эффекторного. Афферентное звено может быть общим для соматической и вегетативной рефлекторных дуг. Однако в вегетативной нервной системе эффекторный нейрон располагается за пределами спинного или головного мозга и находится в ганглиях. Ганглии могут располагаться около позвоночника (паравертебральные), в нервных сплетениях вблизи внутренних органов (превертебральные) или в стенках внутренних органов (интрамуральные). В соматической нервной системе эффекторные нейроны находятся в ЦНС (серое вещество спинного мозга).

▶ Соматические нервные волокна покидают спинной мозг сегментарно и перекрывают иннервацией не менее трех смежных сегментов. Волокна ВНС выходят из трех участков – из ствола мозга, а также из грудопоясничного и крестцового отделов спинного мозга. Они иннервируют все органы и ткани без исключения. При этом большинство висцеральных систем имеет тройную иннервацию – симпатическую, парасимпатическую и метасимпатическую.

▶ У экспериментальных животных подобная процедура сопровождается полным перерождением всех соматических эфферентных волокон, но не влияет на периферическую часть ВНС. Это связано с тем, что находящийся на периферии эфферентный нейрон ВНС получает дополнительную импульсацию от нейронов метасимпатической нервной системы.

▶ Основная часть преганглионарных волокон ВНС – это безмякотные или тонкие мякотные волокна диаметром не более 5 мкм (волокна типа В), а постганглионарные волокна еще тоньше и лишены миелиновой оболочки (волокна типа С). Эфферентные же волокна соматической нервной системы относятся к волокнам типа А. Они представляют собой толстые, мякотные волокна большого (12–14 мкм) диаметра. Отсюда и различная скорость проведения нервных импульсов. Если в вегетативных нервах возбуждение распространяется со скоростью от 1–3 до 18–20 м/с, то в соматических нервах – 70–120 м/с.

▶ Вегетативные нервные волокна менее возбудимы, чем соматические, обладают более длительным рефрактерным периодом, большей хронаксией и меньшей лабильностью. Поэтому для их возбуждения необходимо более сильное раздражение, чем для соматических волокон. Аксоны соматических нейронов длинные, на своем протяжении не прерываются. Вегетативные нервные волокна прерываются в ганглиях.

Центры регуляции вегетативных функций

Центры регуляции вегетативных функций разделяются на спинальные, стволовые (бульбарные, мезэнцефалические), гипоталамические, мозжечковые, центры ретикулярной формации, лимбической системы, корковые. В основе их взаимодействия лежит принцип иерархии. Каждый более высокий уровень регуляции обеспечивает и более высокую степень интеграции вегетативных функций.

Спинальные центры. На уровне спинного мозга происходит регуляция просвета зрачка, сосудистого тонуса, потоотделения. Стимуляция этих центров приводит к усилению и учащению сердечной деятельности, расширению бронхов. Здесь расположены также центры дефекации, мочеиспускания, половых рефлексов (эрекции и эякуляции).

Стволовые центры. Эти центры находятся в продолговатом мозге, мосте, среднем мозге.

За счет ядер блуждающих нервов происходит торможение деятельности сердца, возбуждение слезоотделения, усиление секреции слюнных, желудочных желез, поджелудочной железы, желчевыделения, усиление сокращений желудка и тонкой кишки.

Сосудодвигательный центр отвечает за рефлекторное сужение и расширение сосудов, регуляцию кровяного давления. Дыхательный центр регулирует смену вдоха и выдоха.

В продолговатом мозге находятся центры, с помощью которых осуществляются такие рефлексы, как сосание, жевание, глотание, чихание, кашель, рвота.

В передних буграх четверохолмия в среднем мозге располагаются центры, регулирующие зрачковый рефлекс и аккомодацию глаза.

Гипоталамические центры. Гипоталамус является главным подкорковым центром интеграции висцеральных процессов, что обеспечивается вегетативными, соматическими и эндокринными механизмами.

Стимуляция *задней группы ядер гипоталамуса* сопровождается реакциями, аналогичными раздражению симпатической нервной системы: расширение зрачков, учащение сердечных сокращений, сужение сосудов и повышение артериального давления, торможение моторной активности желудка и кишечника, увеличение содержания в крови адреналина

и норадреналина, концентрации глюкозы. Задняя область гипоталамуса отвечает за регуляцию теплопродукции и оказывает тормозящее влияние на половое развитие.

Стимуляция *передней группы ядер гипоталамуса* приводит к эффектам, подобным раздражению парасимпатической нервной системы: сужение зрачков, замедление частоты сердечных сокращений, снижение артериального давления, усиление моторной активности желудка и кишечника, увеличение секреции желудочных желез, стимуляция секреции инсулина и снижение уровня глюкозы в крови. Передние ядра регулируют теплоотдачу и оказывают стимулирующее влияние на половое развитие.

Средняя группа ядер гипоталамуса обеспечивает регуляцию метаболизма и водного баланса. Вентромедиальные ядра отвечают за насыщение, латеральные – за голод (центры голода и насыщения), паравентрикулярное – за жажду (центр жажды).

Гипоталамус отвечает за эмоциональное поведение, формирование половых и агрессивно-оборонительных реакций. С помощью нейротропных средств можно избирательно воздействовать на гипоталамические структуры и регулировать состояние голода, жажды, аппетита, страха, половые реакции.

Центры лимбической системы. Эти центры отвечают за формирование вегетативного компонента эмоциональных реакций, пищевое, сексуальное, оборонительное поведение, регуляцию систем, обеспечивающих сон и бодрствование, внимание.

Мозжечковые центры. Благодаря наличию активирующего и тормозного механизмов мозжечок может оказывать стабилизирующее влияние на деятельность висцеральных органов посредством корригирования висцеральных рефлексов.

Центры ретикулярной формации. Ретикулярная формация осуществляет тонизирование и повышение активности других вегетативных нервных центров.

Центры коры больших полушарий. Кора больших полушарий осуществляет высший интегративный контроль вегетативных функций посредством нисходящих тормозных и активирующих влияний на ретикулярную формацию и другие подкорковые вегетативные центры. Координирует вегетативные и соматические функции в системе поведенческого акта.

Тестовые задания

1. Разделение вегетативной нервной системы на симпатическую и парасимпатическую основано:
а) на топографии вегетативных ядер и узлов;
б) на различии в длине отростков первого и второго нейронов эфферентного пути;
в) на уровне выхода преганглионарных волокон из мозга и близости расположения ганглиев к органам-мишеням;
г) все вышеуказанное.

2. Центральная часть симпатической нервной системы располагается:
а) в среднемозговом отделе;
б) в продолговатом мозге;
в) в крестцовом отделе спинного мозга;
г) в грудопоясничном отделе спинного мозга.

3. Отростки клеток центральной части вегетативной нервной системы идут в составе:
а) передних корешков спинномозговых нервов;
б) задних корешков спинномозговых нервов;
в) черепных нервов;
г) а + в.

4. В составе передних корешков спинномозговых и черепных нервов проходят:
а) преганглионарные вегетативные волокна;
б) постганглионарные вегетативные волокна;
в) симпатические нервы;
г) парасимпатические нервы.

5. Преганглионарные вегетативные волокна:
а) покрыты миелиновой оболочкой и имеют белый цвет;
б) покрыты миелиновой оболочкой и имеют серый цвет;
в) не покрыты миелиновой оболочкой и имеют белый цвет;
г) не покрыты миелиновой оболочкой и имеют серый цвет.

6. Постганглионарные вегетативные нервы:
а) покрыты миелиновой оболочкой и имеют белый цвет;
б) покрыты миелиновой оболочкой и имеют серый цвет;
в) не покрыты миелиновой оболочкой и имеют белый цвет;
г) не покрыты миелиновой оболочкой и имеют серый цвет.

7. Тела постганглионарных вегетативных нейронов располагаются:
а) в боковых рогах спинного мозга;
б) в нервных ганглиях;
в) в продолговатом мозге;
г) в среднем мозге.

8. В вегетативной нервной системе путь от центра до иннервируемого органа состоит:
а) из одного нейрона;
б) из двух нейронов;

в) из трех нейронов;
г) из четырех нейронов.

9. Симпатические ганглии располагаются:
а) вблизи позвоночника;
б) вблизи внутренних органов;
в) в стенках внутренних органов;
г) б + в.

10. Парасимпатические ганглии располагаются:
а) вблизи позвоночника;
б) вблизи внутренних органов;
в) в стенках внутренних органов;
г) б + в.

11. Тела центральных (преганглионарных) парасимпатических нейронов располагаются:
а) в боковых рогах грудных и поясничных сегментов спинного мозга;
б) в крестцовых сегментах спинного мозга;
в) в продолговатом и среднем мозге;
г) б + в.

12. Преганглионарные парасимпатические волокна от продолговатого мозга идут в составе:
а) III пары черепно-мозговых нервов;
б) V–VIII пар черепно-мозговых нервов;
в) IX–X пар черепно-мозговых нервов;
г) XI–XII пар черепно-мозговых нервов.

13. Преганглионарные парасимпатические волокна от среднего мозга идут в составе:
а) III пары черепно-мозговых нервов;
б) V–VIII пар черепно-мозговых нервов;
в) IX–X пар черепно-мозговых нервов;
г) XI–XII пар черепно-мозговых нервов.

14. Центром симпатической части вегетативной нервной системы является:
а) среднемозговой;
б) крестцовый;
в) грудопоясничный;
г) бульбарный.

15. Мезенцефальный центр парасимпатической нервной системы располагается:
а) в продолговатом мозге и мосте – верхнее и нижнее слюноотделительные ядра и заднее ядро блуждающего нерва;
б) в среднем мозге – добавочное ядро глазодвигательного нерва;
в) в латеральном промежуточном веществе II–V крестцовых сегментов спинного мозга;
г) в правом и левом боковых промежуточных столбах и I–II поясничных сегментах спинного мозга.

16. Бульбарный центр парасимпатической нервной системы расположен:
а) в продолговатом мозге и мосте – верхнее и нижнее слюноотделительные ядра и заднее ядро блуждающего нерва;
б) в среднем мозге – добавочное ядро глазодвигательного нерва;
в) в латеральном промежуточном веществе II–V крестцовых сегментов спинного мозга;
г) в правом и левом боковых промежуточных столбах и I–II поясничных сегментах спинного мозга.

17. Сакральный центр парасимпатической нервной системы расположен:
а) в продолговатом мозге и мосте – верхнее и нижнее слюноотделительные ядра и заднее ядро блуждающего нерва;
б) в среднем мозге – добавочное ядро глазодвигательного нерва;
в) в латеральном промежуточном веществе II–IV крестцовых сегментов спинного мозга;
г) в правом и левом боковых промежуточных столбах и I–II поясничных сегментах спинного мозга.

18. Грудопоясничный центр симпатической части вегетативной нервной системы расположен:
а) в продолговатом мозге и мосте – верхнее и нижнее слюноотделительные ядра и заднее ядро блуждающего нерва;
б) в среднем мозге – добавочное ядро глазодвигательного нерва;
в) в латеральном промежуточном веществе II–V крестцовых сегментов спинного мозга;
г) в боковых рогах VIII шейного, всех грудных и I–III поясничных сегментах спинного мозга.

19. Количество грудных узлов в симпатических стволах, расположенных по бокам от позвоночника:
а) 5–6;
б) 8–10;
в) 10–12;
г) 12–14.

20. Периферическая часть вегетативной нервной системы образована:
а) выходящими из головного и спинного мозга вегетативными нервами, нервными волокнами, превертебральными и паравертебральными узлами;
б) превертебральными и паравертебральными узлами;
в) вегетативными сплетениями и их узлами;
г) нервными волокнами.

21. Самым крупным сплетением вегетативной нервной системы является:
а) подключичное;
б) грудное;
в) чревное;
г) пищеводное.

22. Парасимпатические волокна глазодвигательного нерва иннервируют:
а) железы полости носа и рта, слезную железу;
б) околоушную слюнную железу, слизистую оболочку барабанной полости;
в) ресничную мышцу и сфинктер зрачка;
г) гладкую мускулатуру органов шеи, груди, живота.

23. Парасимпатические волокна блуждающего нерва иннервируют:
а) легкие, гортань и глотку, сосуды, железы, слизистую и другие оболочки;
б) внутренние органы брюшной полости и сердце;
в) внутренние органы и сосуды, расположенные в полости таза;
г) гладкую мускулатуру органов грудной и брюшной полости и железы внутренних органов шеи, груди и живота.

24. Иннервируемая область парасимпатических волокон в составе тазовых нервов:
а) внутренние органы и сосуды брюшной полости;
б) внутренние органы и сосуды, расположенные в грудной полости;
в) гладкие мышцы и железы органов таза;
г) органы и ткани, иннервируемые поясничными спинномозговыми нервами и их ветвями.

25. Вегетативные ядра глазодвигательного нерва:
а) верхнее слюноотделительное ядро в покрышке моста;
б) добавочное ядро Якубовича в покрышке среднего мозга;
в) нижнее слюноотделительное ядро в продолговатом мозге;
г) парасимпатические ядра в латеральном промежуточном веществе II–IV крестцовых сегментов спинного мозга.

26. Вегетативные ядра тазовых нервов:
а) верхнее слюноотделительное ядро в покрышке моста;
б) добавочное ядро Якубовича в покрышке среднего мозга;
в) нижнее слюноотделительное ядро в продолговатом мозге;
г) парасимпатические ядра в латеральном промежуточном веществе II–IV крестцовых сегментов спинного мозга.

Глава 5. ПРИНЦИПЫ РАБОТЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Процесс управления в живых системах

Управление представляет собой совокупность действий, производимых над органом или системой, которые направлены на достижение определенной цели или положительного для организма результата.

Управление в живых системах может осуществляться за счет регуляции, инициации и координации.

Регуляция – это управление деятельностью органа (системы), который работает в автономном режиме, т.е. обладает свойством автоматии. Регуляция может проявляться в двух вариантах: ослаблении или активации деятельности органа.

Инициация – это процесс управления, при котором происходит запуск деятельности органа, не обладающего свойством автоматии. Например, инициируется деятельность скелетных мышц, в результате совершаются перемещения тела в пространстве, перемещение отдельных частей тела, формируется рабочая поза.

Координация – это вид управления, при котором согласуется деятельность нескольких органов или систем одновременно и такое управление также направлено на получение положительного результата. Функциональные системы – это пример координации. Так, благодаря координации деятельности сердца, сосудов и других органов и систем организма артериальное давление в начале большого круга кровообращения поддерживается в условиях покоя на постоянном уровне.

В организме существует ряд структур, которые участвуют в процессах управления, в том числе:

- клетки, продуцирующие биологически активные вещества и гормоны;
- центральная нервная система;
- структуры, находящиеся в органах и системах, деятельность которых подвергается управлению (периферические рефлекторные дуги, гладкие мышцы, ионные каналы).

Виды управления деятельностью органов

Управление происходит с участием трех основных механизмов – местных, гуморальных и нервных.

▶ *Местные механизмы регуляции* осуществляются тремя способами. Во-первых, за счет местных рефлекторных дуг. В составе этих дуг содержится весь набор нейронов, характерных для классической рефлекторной дуги (афферентные, вставочные и эфферентные). В связи с этим совокупность внутриорганных нейронов и их отростков А.Д. Ноздрачев предложил выделить в метасимпатический отдел вегетативной нервной системы.

Во-вторых, местные механизмы регуляции реализуются с участием гуморальных факторов, образующихся непосредственно в самом органе. Например, при интенсивной работе скелетных мышц в них могут накапливаться метаболиты, меняющие чувствительность гладких мышц сосудов к норадреналину – медиатору симпатических волокон.

В-третьих, местные механизмы регуляции осуществляются за счет использования физических, физико-химических, биохимических и физиологических свойств объекта регулирования. Например, в мышцах имеется система регуляторных белков (тропонин и тропомиозин), позволяющая регулировать состояние актина и миозина.

▶ *Гуморальные механизмы регуляции* проявляются в том, что управление деятельностью органа или системы происходит с участием гормонов и биологически активных веществ, которые продуцируются вдали от управляемого органа. Выделяясь в общий кровоток, эти гуморальные факторы достигают всех органов, но оказывают свое влияние на деятельность только тех из них, которые имеют специфические клеточные рецепторы для восприятия конкретного гуморального фактора.

▶ *Нервные механизмы регуляции* – наиболее совершенная форма управления деятельностью органов и систем, которая реализуется с участием ЦНС. Ее основу составляют нейроны, посылающие к управляемым органам нервные импульсы. Этот процесс осуществляется быстро и строго по адресу, что позволяет нервным механизмам управления занимать главенствующее место среди всех способов управления. В процессе эволюции нервной системы происходила дифференцировка нейронных объединений в процессах управления. Те нейроны, которые управляют деятельностью внутренних органов, составляют вегетативную нервную систему. Нейроны, предназначенные для управления деятельностью скелетных мышц, а также для обработки сенсорной информации, получили название соматической нервной системы. В этой системе отдельно выделяют двигательные системы, предназначенные для управления скелетными мышцами, и сенсорные, благодаря которым организм получает необходимую информацию для процессов управления. Часть нейронов ЦНС предназначена для решения собственно управленческих задач, тем самым координирует деятельность всех нейронных образований.

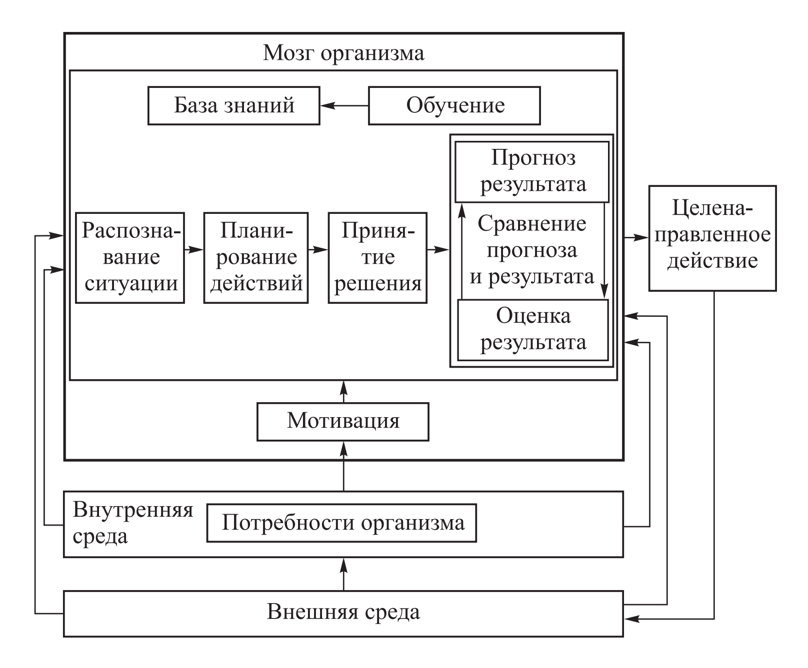

Рис. 13. Кибернетическая схема управления (по П.К. Анохину)

В целом, управление деятельностью внутренних органов и скелетными мышцами осуществляется по принципам, которые наиболее полно были сформулированы в рамках кибернетики (рис. 13). В свою очередь, эти принципы управления отражают характер рефлекторной деятельности ЦНС. Именно рефлекс как функциональная единица нервной системы составляет физиологическую сущность управления деятельностью внутренних органов и скелетных мышц.

Теория функциональных систем П.К. Анохина

Еще в 1930-е гг. ученик И.П. Павлова П.К. Анохин предложил собственную концепцию для объяснения проблем управления в живых системах. Она получила название *теории функциональных систем*. В последующие годы теория была развита и в настоящее время, по мнению ряда физиологов, является ведущей теорией, объясняющей принципы нервной ре-

гуляции деятельности внутренних органов и систем, деятельности скелетных мышц.

Теория функциональных систем предполагает, что в организме имеется управляющее устройство («центральная архитектура»), которое управляет многими органами или системами, входящими в данную функциональную систему и работающими ради положительного приспособительного результата. Отсюда результат действия – это системообразующий фактор, т.е. именно результат организует систему. С точки зрения теории функциональных систем предполагают четыре варианта результатов:

- показатели внутренней среды организма, которые определяют нормальный метаболизм тканей (например, pH, pCO_2, pO_2, величина артериального давления и т.п.);
- результаты поведенческой деятельности, удовлетворяющие основные биологические потребности организма, в том числе потребность в пище, воде, продолжении рода;
- результаты стадной деятельности животных, удовлетворяющие потребности сообществ;
- результаты социальной деятельности человека, удовлетворяющие его социальные потребности.

По мнению П.К. Анохина, любая функциональная система состоит из пяти основных компонентов: 1) полезный приспособительный результат; 2) рецептор результата; 3) обратная афферентация, т.е. информация, идущая от рецептора в центр; 4) центральная архитектура (нервные центры); 5) исполнительные компоненты.

Функциональная система – это динамические образования: если результат получен, то система может быть ликвидирована. П.К. Анохин подробно рассмотрел возможные структуру и характер функционирования управляющего устройства, или центральной архитектуры (рис. 14). Центральная архитектура включает в себя ряд логических блоков, решающих вполне определенную задачу, и в итоге вся функциональная система получает искомый полезный результат.

По П.К. Анохину, центральная архитектура имеет следующую последовательность блоков.

▶ *Блок афферентного синтеза*, который на основе приобретенного опыта и с учетом текущих потребностей «просеивает» всю поступающую в мозг информацию и отбирает из нее наиболее нужную для организма в данный момент времени.

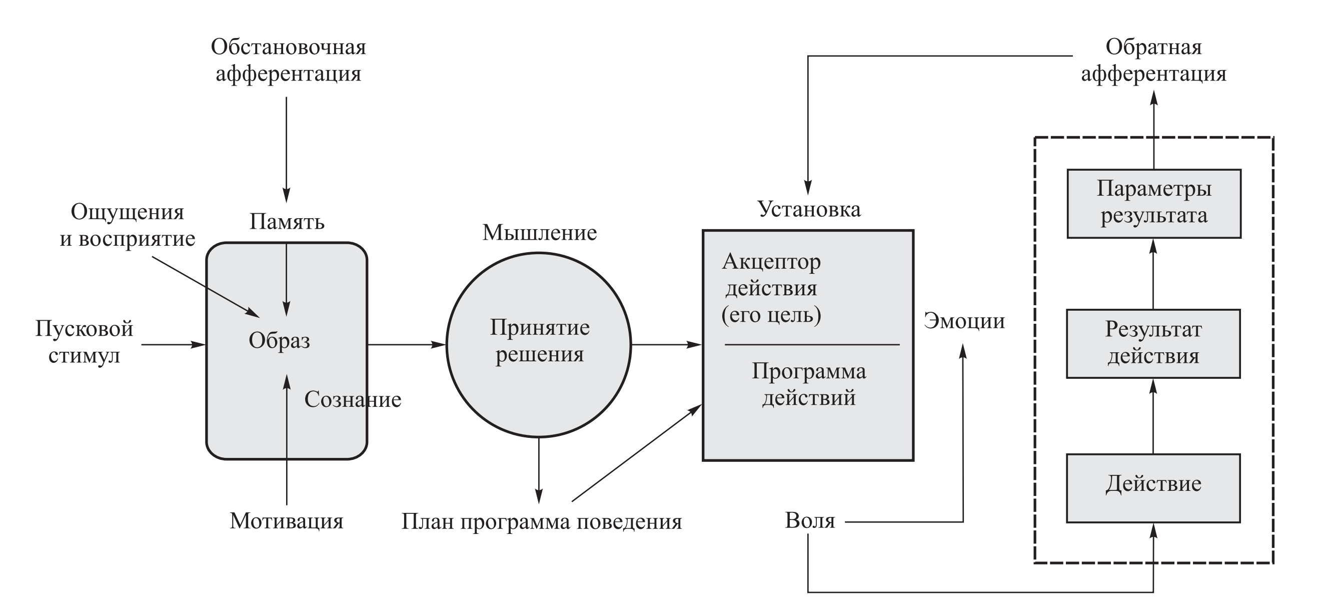

Рис. 14. Схема функциональной системы (по П.К. Анохину)

▶ *Блок принятия решения* – в этом блоке на основе поступившей информации и жизненного опыта и с учетом имеющихся потребностей принимается решение о выполнении конкретного действия ради получения определенного полезного результата. Копия этого решения передается в блок акцептора результата действия, а основная информация о принятом решении поступает в блок эфферентного синтеза.

▶ *Блок эфферентного синтеза* содержит набор стандартных программ, отработанных на основе видового и индивидуального опыта, для получения положительного результата. Задача блока заключается в выборе наиболее адекватной, наиболее оптимальной для данного времени программы действия с целью получения положительного результата, т.е. для достижения поставленной цели.

▶ *Блок акцептора результата действия* хранит копию принятого решения. В нем же происходит сравнение информации о конкретном, реальном результате действия с информацией о планируемом результате. Информация в блок акцептора результата действия поступает от двух источников – блока принятия решения и блока оценки результата действия. Достаточное соответствие между планируемым результатом и достигнутым дает основание для прекращения деятельности данной функциональной системы, т.е. для ее ликвидации.

▶ *Блок оценки результатов действия* играет важную роль. С участием различных сенсорных систем этот блок получает информацию о достигнутом результате деятельности системы на определенном отрезке времени и по каналу обратной связи доставляет ее в блок акцептора результата действия, а также в блок афферентного синтеза. Эта информация в рамках теории функциональной системы получила название «обратная афферентация».

Согласно представлениям П.К. Анохина, часть функциональных систем, деятельность которых направлена на поддержание гомеостатических параметров организма, функционирует постоянно в течение всей жизни, часть создается для выполнения сиюминутных задач, т.е. на короткое время; часть – для выполнения задач, требующих годы, и т.д. Вопросы о причинах формирования и разрушения функциональных систем П.К. Анохин отразил в таком понятии, как системогенез.

Системогенез – это процесс образования новой функциональной системы. Согласно автору, функциональные системы

возникают всякий раз в зависимости от необходимости выполнения какой-то определенной задачи. Под системогенезом понимается исторический аспект появления целого ряда функциональных систем организма. П.К. Анохин выделил два основных периода системогенеза: антенатальный (внутриутробный) и постнатальный (после рождения). Он полагал, что в антенатальном периоде созревают и оформляются с физиологической точки зрения те системы, которые необходимы для развития плода, без которых невозможны жизнь плода и его существование сразу же после рождения. Так, в период внутриутробного развития у плода развиваются системы, участвующие в поддержании постоянства газового состава и системы, участвующие в регуляции мышечного тонуса. Известно, что у плода сравнительно рано развивается вестибулярный аппарат, в связи с чем относительно рано формируются вестибулоспинальные пути, управляющие тонусом мышц. В результате этого формируется наиболее оптимальный вариант расположения тела и конечностей плода в полости матки (повышенный тонус сгибателей, головное предлежание). Для родового акта также сформированы системы, способствующие рациональному продвижению плода по родовым путям. К моменту рождения у плода должны созреть органы дыхания и в целом вся функциональная система, участвующая в поддержании постоянства газового состава среды. Вот почему при физиологическом развитии плода сразу же после срочных родов новорожденный самостоятельно совершает первый вдох, после чего начинается ритмичное дыхание, обеспечивающее оптимальное развитие ребенка на постнатальных этапах онтогенеза. Кроме того, также внутриутробно созревают функциональные системы, обеспечивающие в постнатальном периоде лактотрофное питание и другие важные функции организма. На последующих этапах постнатального онтогенеза происходит становление других функциональных систем. В этом представлении отражено еще одно важное положение, разработанное П.К. Анохиным, – принцип системной гетерохронии, т.е. разное по времени созревание функциональных систем.

Тестовые задания

1. Управление в живых системах может осуществляться за счет:
а) регуляции, инициации, координации;
б) регуляции, инициации, элонгации;
в) регуляции, терминации, координации.

2. Вид управления, при котором согласуется деятельность нескольких органов или систем одновременно, называется:
а) регуляцией;
б) инициацией;
в) координацией.

3. Процесс управления, при котором происходит запуск деятельности органа, не обладающего свойством автоматии, называется:
а) инициацией;
б) регуляцией;
в) координацией.

4. Управление деятельностью органа, который обладает свойством автоматии, называется:
а) терминацией;
б) регуляцией;
в) инициацией.

5. Система, в которой имеются управляющее устройство, объект управления и канал прямой связи, называется:
а) клиническим нервизмом;
б) кибернетической системой;
в) системогенезом.

6. В каком блоке на основе поступившей информации и на основе жизненного опыта с учетом имеющихся потребностей принимается решение о выполнении конкретного действия ради получения определенного полезного результата:
а) блок принятия решения;
б) блок афферентного синтеза;
в) блок эфферентного синтеза.

7. Блок эфферентного синтеза:
а) содержит набор стандартных программ, отработанных на основе видового и индивидуального опыта, для получения положительного результата;
б) хранит копию принятого решения;
в) «просеивает» всю поступающую в мозг информацию и отбирает из нее наиболее нужную для организма в данный момент времени.

8. Блок акцептора результата действия:
а) получает информацию о достигнутом результате деятельности системы на определенном отрезке времени;
б) «просеивает» всю поступающую в мозг информацию и отбирает из нее наиболее нужную для организма в данный момент времени;
в) хранит копию принятого решения.

9. Теория функциональных систем (по П.К. Анохину) объясняет:
а) проблемы управления в живых системах;
б) результаты социальной деятельности человека, удовлетворяющие его социальные потребности;

в) показатели внутренней среды организма, которые определяют нормальный метаболизм тканей.

10. Любая функциональная система состоит:
а) из трех основных компонентов;
б) из четырех основных компонентов;
в) из пяти основных компонентов.

11. Управление деятельностью органов осуществляется с участием основных механизмов:
а) нейрогуморальных;
б) местных, гуморальных и нервных;
в) гуморальных;
г) все вышеперечисленное.

12. Кибернетика – это наука:
а) о процессах образования новой функциональной системы;
б) о механизмах секреции нейрогормонов и нейромедиаторов;
в) об общих принципах управления в машинах, живых системах и обществе.

13. Копию принятого решения хранит:
а) блок эфферентного синтеза;
б) блок оценки результатов действия;
в) блок акцептора результата действия;
г) блок принятия решения.

14. В кибернетике выделяют три основных принципа деятельности органов и систем:
а) управление по рассогласованию, управление по возмущению, рецептор результата;
б) управление по рассогласованию, управление по возмущению, управление по прогнозированию;
в) управление по возмущению, рецептор результата, принцип принятия решения;
г) а + б.

15. Блок, который на основе имеющегося опыта и с учетом текущих потребностей «просеивает» всю поступающую в мозг информацию и отбирает из нее наиболее нужную для организма в данный момент времени, – это:
а) блок эфферентного синтеза;
б) блок оценки результатов действия;
в) блок афферентного синтеза;
г) блок принятия решения.

16. Наиболее типичными физиологическими механизмами акцептора результата действия функциональной системы являются:
а) взаимодействие биологической мотивации, афферентации и памяти;
б) набор рефлекторных команд;
в) обратная афферентация (связь);
г) реверберация импульсов по «нейронным ловушкам»;
д) нет правильного ответа.

17. Наиболее типичными физиологическими механизмами афферентного синтеза функциональной системы являются:
   а) взаимодействие биологической мотивации, афферентации и памяти;
   б) набор рефлекторных команд;
   в) обратная афферентация (связь);
   г) реверберация импульсов по «нейронным ловушкам»;
   д) нет правильного ответа.

18. Наиболее типичными физиологическими механизмами формирования программы действия функциональной системы являются:
   а) взаимодействие биологической мотивации, афферентации и памяти;
   б) набор рефлекторных команд;
   в) обратная афферентация (связь);
   г) реверберация импульсов по «нейронным ловушкам»;
   д) нет правильного ответа.

Глава 6. НЕЙРОН – ОСНОВНАЯ СТРУКТУРНАЯ ЕДИНИЦА ЦНС

Центральная нервная система координирует деятельность всех органов и систем, обеспечивает эффективное приспособление организма к изменениям окружающей среды, формирует целенаправленное поведение. Она представлена спинным и головным мозгом. Каждый из них имеет морфологическую и функциональную специфику. У всех структур наряду с этим есть ряд общих свойств и функций, к которым относятся: нейронное строение; электрическая или химическая синаптическая связь между нейронами; образование локальных сетей из нейронов, реализующих специфическую функцию; множественность прямых и обратных связей между структурами; способность нейронов всех структур к восприятию, обработке, хранению и передаче информации; преобладание числа входов для ввода информации над числом выходов для вывода информации; способность к параллельной обработке разной информации; способность к саморегуляции; функционирование на основе рефлекторного доминантного принципа.

Морфологические особенности нейрона

Структурно-функциональной единицей нервной системы является нейрон – специализированная клетка, способная

принимать, обрабатывать, кодировать, передавать и хранить информацию, реагировать на раздражения, устанавливать контакты с другими нейронами и клетками органов. Уникальными особенностями нейронов являются способность генерировать электрические разряды и наличие специализированных окончаний – синапсов, служащих для передачи информации.

Нейрон состоит из клеточного тела (сомы) и отростков, обеспечивающих проведение нервных импульсов. Это дендриты, приносящие импульсы к телу нейрона, и аксоны, несущие импульсы от тела нейрона. Функционально в нейроне выделяют три части – воспринимающую, интегративную и передающую. К воспринимающей части относятся дендриты и перикарион, к интегративной – сома и аксонный холмик, а к передающей – аксонный холмик и аксон (рис. 15).

Общее число нейронов в нервной системе человека превышает 100 млрд клеток. При этом на одном нейроне может быть до 10 000 синапсов.

К рождению нейроны утрачивают способность к делению, поэтому в течение постнатальной жизни их количество не увеличивается, а, напротив, в силу естественной убыли клеток постепенно снижается.

Гибель нейронов в физиологических условиях у взрослого человека сравнительно невелика и осуществляется механизмом апоптоза. Избыточной потере нейронов препятствует их относительно высокая устойчивость к развитию апоптоза. Гибель нейронов значительно ускоряется в старости, приводя к потере 20–40% клеток в некоторых участках головного мозга.

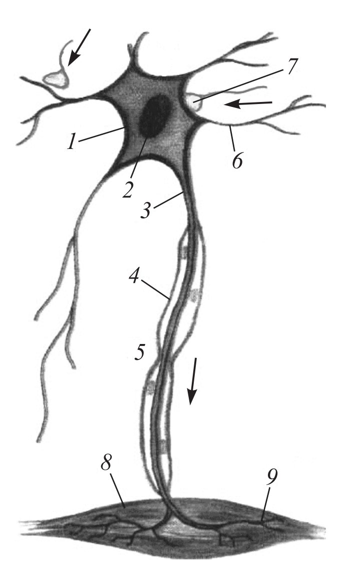

Рис. 15. Нейрон:
1 – тело; *2* – ядро; *3* – аксон; *4* – миелиновая оболочка; *5* – перехват Ранвье; *6* – дендрит; *7* – синапс; *8* – поперечно-полосатое мышечное волокно; *9* – окончание мотонейрона

Общая морфологическая характеристика тела нейрона. Собственно нервные клетки, или нейроциты, без отростков – это клетки различной формы и раз-

меров. Длина отростков нервных клеток варьирует от десятых долей миллиметра до 1,5 м.

Сома нейрона имеет клеточную мембрану и содержит ядро, рибосомы, лизосомы, вещество Ниссля, аппарат Гольджи, митохондрии, микротрубочки и другие внутриклеточные органеллы.

Плазмолемма окружает цитоплазму нейрона. Благодаря ей все нейроны имеют мембранный потенциал, кратковременное изменение которого представляет собой потенциал действия, получивший название нервного импульса. Мембрана нейрона содержит набор ионных каналов (натриевых, калиевых, хлорных, кальциевых), ионных насосов (Na^+/K^+-насос, Cl^--насос, Ca^{2+}-насос) и набор многочисленных белков-рецепторов, способных улавливать в области синапса наличие различных медиаторов (ацетилхолина, норадреналина, адреналина, дофамина, серотонина, АТФ, ГАМК, глицина, пептидов и других веществ).

Ядро расположено в центре клетки, оно крупное, сферической формы, с одним, а иногда и 2–3 крупными ядрышками. Ядро нейрона окружено двухслойной мембраной, через поры которой происходит обмен между нуклеоплазмой и цитоплазмой. Ядро содержит генетический материал, который обеспечивает дифференцировку и конечную форму клетки. Ядро регулирует синтез белков нейрона в течение всей его жизни. Ядрышко содержит большое количество РНК. Около ядрышка в нейронах у лиц женского пола часто выявляется тельце Барра – крупная глыбка хроматина, содержащая конденсированную Х-хромосому. Она особенно заметна в клетках коры полушарий большого мозга и симпатических нервных узлов.

Необходимые питательные вещества и соли доставляются в нервную клетку в виде водных растворов. Продукты метаболизма также удаляются из нейрона в виде водных растворов.

Белки нейронов служат для пластических и информационных целей. В ядре нейрона содержится ДНК, в цитоплазме преобладает РНК. Интенсивность обмена белков в ядре выше, чем в цитоплазме. Скорость обновления белков в филогенетически более новых структурах нервной системы выше, чем в более старых. Наибольшая скорость обмена белков – в сером веществе коры большого мозга, меньше – в мозжечке, наименьшая – в спинном мозге.

Липиды нейронов служат энергетическим и пластическим материалом, обеспечивают высокое электрическое сопротив-

ление миелиновой оболочки. Обмен липидов в нервной клетке происходит медленно. Возбуждение нейрона приводит к уменьшению количества липидов. Обычно после длительной умственной работы, при утомлении количество фосфолипидов в клетке уменьшается.

Углеводы являются основным источником ресинтеза АТФ, т.е. основным источником энергии нейронов. Глюкоза, поступая в нервную клетку, превращается в гликоген. При необходимости гликоген под влиянием ферментов гликогенолиза, находящихся в нейроне, вновь превращается в глюкозу. Вследствие того, что запасы гликогена при работе нейрона не обеспечивают полностью его энергетические траты, источником энергии для нервной клетки служит глюкоза крови.

Глюкоза расщепляется в нейроне преимущественно аэробным путем, чем и объясняется высокая чувствительность нервных клеток к недостатку кислорода. Увеличение в крови адреналина, а также активная деятельность организма приводят к увеличению потребления углеводов. При наркозе потребление углеводов снижается.

Неорганические вещества в нейроне представлены катионами K^+, Na^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}, а также анионами Cl^- и HCO_3^-. Кроме того, в нейроне имеются различные микроэлементы (например, медь и марганец), которые участвуют в регуляции активности ферментов. Количество микроэлементов в нейроне зависит от его функционального состояния. Так, при рефлекторном возбуждении содержание меди и марганца в нейроне резко снижается.

Обмен энергии в нейроне в состоянии покоя и возбуждения различен. Об этом свидетельствует значение дыхательного коэффициента нейронов. При возбуждении нейрона потребление кислорода в нем возрастает в 2 раза. После возбуждения количество нуклеиновых кислот в цитоплазме нейронов иногда уменьшается в 5 раз.

Морфологические особенности дендритов. Отростки, по которым к телу нервной клетки поступает возбуждение от рецепторов, называются дендритами. Они дихотомически ветвятся, при этом их ветви расходятся под острыми углами, так что имеется несколько порядков ветвления. У типичного двигательного нейрона спинного мозга обычно насчитывается от 5 до 15 крупных дендритов, у отдельных нейронов их может быть до 1500. Установлено, что примерно 80–90% поверхности нейрона приходится на долю дендритов, поэтому

для приема импульсов потенциально доступна значительная часть поверхности клетки. Необходимость такого ветвления обусловлена тем, что нейрон как информационная структура должен иметь большое количество входов. У нейрона может быть до 1500 входов информации и один выход.

Дендриты проводят импульсы к телу нейрона, получая сигналы от других нейронов через многочисленные межнейронные контакты (аксодендритические синапсы), расположенные на них в области цитоплазматических выпячиваний – дендритных шипиков. Шипики представляют собой лабильные структуры, которые разрушаются и образуются вновь; их число резко падает при старении, а также при снижении функциональной активности нейронов. Если данный шипик (или группа шипиков) длительное время перестает получать информацию, то эти шипики исчезают.

Чем сложнее в эволюционном отношении функция нервной системы, тем больше шипиков на дендритах нейронов. Больше всего шипиков содержится на пирамидных нейронах двигательной зоны коры большого мозга – здесь на каждом нейроне их число достигает нескольких тысяч. Шипики занимают до 43% поверхности мембраны сомы и дендритов, за их счет значительно возрастает воспринимающая поверхность нейрона.

Морфологические особенности аксонов. Аксон – это центральный, или осевой, отросток нейрона, по которому нервный импульс направляется к другой нервной клетке или к рабочему органу. Аксон всегда один. Место выхода аксона из тела нейрона называется аксонным холмиком или начальным сегментом. Именно в этом участке происходит возбуждение нейрона, т.е. генерация потенциалов действия, так как эта часть нейрона обладает наибольшей возбудимостью.

Длина аксона у человека варьирует от 1 мм до 1,5 м. Чем больше диаметр аксона, тем выше скорость распространения возбуждения по нему.

Аксоны всех афферентных и эфферентных нейронов, проходя в белом веществе спинного и головного мозга, миелинизированы с участием клеток нейроглии. Однако начальный участок аксона, лежащий в сером веществе, лишен миелина. Именно поэтому начальная часть аксона несколько тоньше, чем дистальная часть, покрытая миелином. Плазматическая мембрана миелинизированного аксона лежит непосредственно под миелиновой оболочкой, окружающей аксон.

Аксон, заключенный в глиальную оболочку, называется нервным волокном. Совокупность нервных волокон образует нервные пучки, которые, в свою очередь, формируют нервный ствол, или нерв. Дендрит, одетый в глиальную оболочку, также называется нервным волокном.

Все аксоны покрыты глиальной оболочкой, однако эта оболочка устроена по-разному: в одних случаях она содержит миелин, а в других – нет. В связи с этим все нервные волокна подразделяются на два вида – миелинизированные (мякотные) волокна и немиелинизированные (безмякотные) волокна. Оба вида нервных волокон состоят из центрально лежащего отростка нейрона – аксона. В составе нервного волокна он получает название осевого цилиндра. Цилиндр окружен оболочкой, которая образована совокупностью клеток олигодендроглии. В периферической нервной системе эти клетки называются шванновскими клетками.

Немиелинизированные нервные волокна у взрослого располагаются преимущественно в составе вегетативной нервной системы и характеризуются сравнительно низкой скоростью проведения нервных импульсов (0,5–2 м/с).

Миелинизированные нервные волокна – это большая часть всех нервных волокон. Они встречаются в ЦНС и периферической нервной системе и характеризуются высокой скоростью проведения нервных импульсов (5–120 м/с). Совокупность миелинизированных волокон образует белое вещество ЦНС. Миелиновые волокна обычно толще безмиелинизированных и содержат осевые цилиндры большего диаметра.

В миелинизированном волокне осевой цилиндр также окружается глиальными клетками, но эти клетки вырабатывают миелин, который и окружает плазмолемму аксона. Таким образом, в миелинизированных волокнах осевой цилиндр непосредственно окружен особой миелиновой оболочкой, вокруг которой располагается тонкий слой нейролеммы. Нейролемма представляет собой цитоплазму и ядро шванновской клетки. Снаружи волокно также покрыто базальной мембраной.

Миелиновая оболочка на 80% состоит из липидов, обладающих высоким омическим сопротивлением, и на 20% – из белка.

По длине волокна миелиновая оболочка имеет прерывистый ход, благодаря чему формируются узловые перехваты, или перехваты Ранвье.

Узловые перехваты повторяются по ходу миелинизированного волокна с определенными интервалами. Длина участков между узловыми перехватами зависит от толщины нервного волокна: чем оно толще, тем длиннее расстояние между перехватами. В области узлового перехвата аксон часто расширяется, а в его плазмолемме присутствуют многочисленные натриевые каналы (которые отсутствуют вне перехватов под миелиновой оболочкой).

Классификация нейронов

Чаще всего классификация нейронов осуществляется по трем признакам – морфологическому, функциональному и биохимическому.

Морфологическая классификация учитывает количество отростков у нейронов и подразделяет все нейроны на три типа – униполярные, биполярные и мультиполярные.

Униполярные нейроны (*одноотростчатые*) имеют один отросток. Униполярные нейроны отмечаются у человека в период раннего эмбрионального развития, а в постнатальном онтогенезе они встречаются в мезэнцефалическом ядре тройничного нерва (обеспечивают проприоцептивную чувствительность жевательных мышц).

Биполярные нейроны (*двухотростчатые*) имеют два отростка – аксон и дендрит, обычно отходящие от противоположных полюсов клетки. В нервной системе человека биполярные нейроны встречаются в основном в периферических частях зрительной, слуховой и обонятельной систем, например биполярные клетки сетчатки глаза, спирального и вестибулярного ганглиев. Биполярные нейроны дендритом связаны с рецептором, аксоном – с нейроном следующего уровня организации соответствующей сенсорной системы.

Однако чаще в ЦНС человека и других животных встречается разновидность биполярных нейронов – псевдоуниполярные нейроны. У них оба клеточных отростка (аксон и дендрит) отходят от тела клетки в виде единого выроста, который далее Т-образно делится на дендрит и аксон: первый идет с периферии от рецепторов, второй направляется в ЦНС. Эти клетки встречаются в сенсорных спинальных и краниальных ганглиях. Они обеспечивают восприятие болевой, температурной, тактильной, проприоцептивной, барорецептивной и вибрационной сигнализации.

Мультиполярные нейроны имеют один аксон и более двух дендритов. Они широко распространены в нервной системе человека и представляют разновидности веретенообразных, звездчатых, корзинчатых, грушевидных и пирамидных клеток.

С точки зрения локализации нейроны можно разделить на нейроны ЦНС, находящиеся в спинном (спинальные нейроны) и головном (бульбарные, мезенцефальные, церебеллярные, гипоталамические, таламические, корковые) мозге, а также за пределами ЦНС, входящие в состав периферической нервной системы (нейроны вегетативных ганглиев), а также нейроны, составляющие основу метасимпатического отдела вегетативной нервной системы.

Функциональная классификация разделяет нейроны по характеру выполняемой ими функции (в соответствии с их местом в рефлекторной дуге) на три типа: афферентные (чувствительные), эфферентные (двигательные) и вставочные.

Афферентные нейроны (*чувствительные*, *рецепторные*, *центростремительные*) являются ложноуниполярными нервными клетками. Тела этих нейронов располагаются не в ЦНС, а в спинномозговых ганглиях или чувствительных узлах черепно-мозговых нервов. Один из отростков, отходящий от тела нервной клетки, следует на периферию к тому или иному органу и заканчивается там сенсорным рецептором, который способен трансформировать энергию внешнего стимула (раздражения) в нервный импульс. Второй отросток направляется в ЦНС (спинной мозг) в составе задних корешков спинномозговых нервов или соответствующих чувствительных волокон черепно-мозговых нервов. Афферентные нейроны имеют небольшие размеры и хорошо разветвленный на периферии дендрит. Функции афферентных нейронов тесно связаны с функциями сенсорных рецепторов и поэтому генерируют нервные импульсы под влиянием изменений внешней или внутренней среды.

Часть нейронов, принимающих участие в обработке сенсорной информации, делят в зависимости от чувствительности к действию раздражителей на моносенсорные, бисенсорные и полисенсорные:

- моносенсорные нейроны располагаются чаще в первичных проекционных зонах коры и реагируют только на сигналы своей сенсорности. Например, значительная часть нейронов первичной зоны зрительной области коры полушарий голов-

ного мозга реагирует только на световое раздражение сетчатки глаза;

- бисенсорные нейроны чаще располагаются во вторичных зонах коры какого-либо анализатора и могут реагировать на сигналы как своей, так и другой сенсорности. Например, нейроны вторичной зоны зрительной области коры больших полушарий головного мозга реагируют на зрительные и слуховые раздражения;
- полисенсорные нейроны – это чаще всего нейроны ассоциативных зон мозга; они способны реагировать на раздражение слуховой, зрительной, кожной и других рецептивных систем.

Эфферентные нейроны (*двигательные*, *моторные*, *секреторные*, *центробежные*) предназначены для передачи информации от ЦНС на периферию, к рабочим органам. Например, эфферентные нейроны двигательной зоны коры большого мозга – пирамидные клетки – посылают импульсы к α-мотонейронам передних рогов спинного мозга, т.е. они являются эфферентными для этого отдела коры большого мозга. В свою очередь, α-мотонейроны спинного мозга являются эфферентными для его передних рогов и посылают сигналы к мышцам.

По строению эфферентные нейроны – это мультиполярные нейроны, тела которых находятся в сером веществе ЦНС (или на периферии в вегетативных узлах различных порядков). Аксоны этих нейронов продолжаются в виде соматических или вегетативных волокон периферических нервов к соответствующим рабочим органам, в том числе к скелетным и гладким мышцам, многочисленным железам. Основной особенностью эфферентных нейронов является наличие длинного аксона, обладающего большой скоростью проведения возбуждения.

Эфферентные нейроны связывают между собой разные отделы коры больших полушарий и обеспечивают внутриполушарные и межполушарные отношения. Все нисходящие пути спинного мозга (пирамидные и экстрапирамидные) образованы аксонами эфферентных нейронов соответствующих отделов ЦНС. Нейроны автономной нервной системы, например ядер блуждающего нерва, боковых рогов спинного мозга, также относятся к эфферентным нейронам.

Вставочные нейроны (*интернейроны*, *контактные*, *ассоциативные*, *кондукторные*) осуществляют передачу нервного импульса с афферентного на эфферентный нейрон. Суть этого

процесса состоит в передаче полученного афферентным нейроном сигнала эфферентному нейрону для исполнения в виде ответной реакции организма.

Вставочные нейроны располагаются в пределах серого вещества ЦНС. По своему строению это мультиполярные нейроны. На их долю приходится 97–99% от общего числа нейронов ЦНС. Область влияния вставочных нейронов определяется их строением, в том числе длиной аксона и числом коллатералей.

Одни вставочные нейроны получают активацию от нейронов других центров и затем распространяют эту информацию на нейроны своего центра. Другие получают активацию от коллатералей эфферентных нейронов своего же центра и затем передают эту информацию назад в свой же центр, образуя обратные связи.

Вставочные нейроны по своей функции могут быть возбуждающими или тормозными. При этом возбуждающие нейроны способны не только передавать информацию с одного нейрона на другой, но и модифицировать передачу возбуждения, усиливать ее эффективность. Например, в коре большого мозга имеются «медленные» пирамидные нейроны, которые влияют на активность «быстрых» пирамидных нейронов.

Биохимическая классификация нейронов основана на химических особенностях нейромедиаторов, используемых нейронами в синаптической передаче нервных импульсов. Выделяют много различных групп нейронов: холинергические (медиатор – ацетилхолин), адренергические (медиатор – норадреналин), серотонинергические (медиатор – серотонин), дофаминергические (медиатор – дофамин), ГАМК-ергические (медиатор – γ-аминомасляная кислота – ГАМК), пуринергические (медиатор – АТФ и его производные), пептидергические (медиаторы – субстанция Р, энкефалины, эндорфины, вазоактивный интестинальный пептид, холецистокинин, нейротензин, бомбезин и другие нейропептиды). В некоторых нейронах терминали содержат одновременно два типа нейромедиатора, а также нейромодуляторы.

Нарушение выработки некоторых медиаторов в отдельных структурах мозга связывают с патогенезом ряда нервно-психических заболеваний. Так, содержание дофамина снижено при паркинсонизме и повышено при шизофрении, снижение уровня норадреналина и серотонина типично для депрессивных состояний, а их повышение – для маниакальных.

Физиология нейрона

Функции нейрона как целого образования – это обеспечение информационных процессов в центральной нервной системе, в том числе с помощью веществ-передатчиков (нейромедиаторов). Нейроны как специализированные клетки осуществляют прием, кодирование, обработку, хранение и передачу информации. Нейроны формируют регулирующие команды для различных внутренних органов и для скелетных мышц, а также обеспечивают реализацию всех форм психической деятельности – от элементарных до самых сложных, включая мышление и речь. Все это обеспечивается за счет способности нейрона генерировать электрические разряды и передавать информацию с помощью синапсов. Однако реализация всех функций нейрона возможна лишь при совместной работе нейронов. Поэтому решающим моментом в деятельности нейрона является его способность к генерации потенциалов действия, а также восприятия потенциалов действия и медиаторов от других нейронов и передачи необходимой информации другим нейронам. Реализация информационной функции происходит с участием всех отделов нейрона – дендритов, перикариона и аксона. При этом дендриты вместе с перикарионом специализируются на восприятии информации, аксоны – на передаче информации, а перикарион – на принятии решения. Тело нейрона помимо информационной выполняет трофическую функцию относительно своих отростков и их синапсов.

С функциональной точки зрения нейрон может находиться в трех основных состояниях: покоя; активности, или возбуждения; торможения.

В состоянии покоя нейрон имеет стабильный уровень мембранного потенциала. В любой момент нейрон готов возбудиться, т.е. генерировать потенциал действия, либо перейти в состояние торможения.

В состоянии активности, при возбуждении, нейрон генерирует потенциал действия или чаще группу потенциалов действия. Частота следования потенциалов действия внутри данной серии потенциала действия, длительность этой серии, а также интервалы между последовательными сериями – все эти показатели широко варьируют и являются составляющей кода нейронов. Важную роль в регуляции частоты импульсации имеют ионы Ca^{2+} и K^{+}.

Для некоторых нейронов активное состояние возникает спонтанно, автоматически, причем чаще всего автоматия нейрона проявляется периодической генерацией серии импульсов. Примером таких нейронов-пейсмекеров (водителей ритма) являются нейроны дыхательного центра продолговатого мозга. Иногда такие нейроны называют фоновоактивными. По характеру реакции на приходящие импульсы они делятся на тормозные и возбуждающие. Тормозные нейроны урежают свою фоновую частоту разрядов в ответ на внешний сигнал, а возбуждающие увеличивают частоту фоновой активности.

Существует три вида фоновой активности нейронов – непрерывно-аритмичный, пачечный и групповой. Непрерывно-аритмичный вид активности проявляется в том, что фоновоактивные нейроны генерируют импульсы непрерывно с некоторым замедлением или увеличением частоты разрядов. Такие нейроны обычно обеспечивают тонус нервных центров. Фоновоактивные нейроны имеют большое значение в поддержании уровня возбуждения коры и других структур мозга. Число фоновоактивных нейронов увеличивается в состоянии бодрствования.

Групповая форма активности характеризуется периодическим появлением группы импульсов, сменяющихся периодом молчания.

Состояние торможения проявляется в том, что фоновоактивный нейрон или нейрон, получающий возбуждающее воздействие извне, прекращает свою импульсную активность. В основе торможения лежит явление гиперполяризации нейрона (характерно для постсинаптического торможения) или активное прекращение поступающей импульсации от других нейронов, что наблюдается в условиях пресинаптического торможения.

Физиология нервных волокон

Главной функцией нервных волокон является проведение нервных импульсов, в возникновении которых основную роль играет плазматическая мембрана, обладающая высокой возбудимостью. Механизм проведения нервного импульса по миелинизированным и немиелинизированным волокнам различен.

Распространение нервного импульса по немиелинизированным волокнам связано с появлением местных круговых

токов, которые возникают при прохождении через мембрану аксона ионов калия, натрия, кальция. Перемещение различно заряженных ионов из аксона в окружающую аксон жидкость приводит к возникновению разности потенциалов между внутриаксональной и наружной средами. Появившаяся разность потенциалов возбуждает участок аксона. В нем также возникают ионные токи, устанавливается разность потенциалов, которая возбуждает следующий участок, и так далее по аксону до синапса (рис. 16, *а*).

Скорость распространения возбуждения по волокну определяется его диаметром – чем больше диаметр, тем выше скорость проведения возбуждения.

В миелинизированных волокнах скорость проведения нервных импульсов значительно выше, чем в немиелинизированных, хотя и в этих волокнах сохраняется прямая пропорциональная зависимость скорости проведения возбуждения от его диаметра. В миелинизированных волокнах круговые электрические токи возникают только в области перехватов Ранвье. Именно здесь количество натриевых каналов достигает 12 тыс. на 1 мкм^2, что значительно больше, чем в любом другом участке волокна. В результате эти участки являются наиболее возбудимыми, и поэтому именно в них генерируется

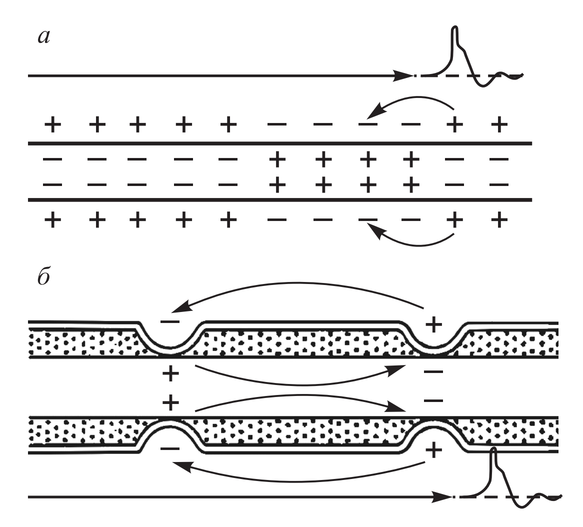

Рис. 16. Проведение возбуждения в немиелинизированных (*а*) и миелинизированных (*б*) нервных волокнах

очередной потенциал действия. Он, в свою очередь, вызывает генерацию потенциала действия в соседнем перехвате Ранвье, а возникший в этом перехвате новый потенциал действия вызывает возбуждение следующего перехвата Ранвье. В целом, все это приводит к скачкообразному, или сальтаторному, проведению возбуждения по нерву (рис. 16, *б*). Такой механизм обеспечивает гораздо более быстрое (примерно в 50 раз) распространение потенциала действия, чем в немиелинизированных волокнах. При этом скорость проведения возбуждения по миелинизированному волокну прямо пропорциональна и диаметру волокна, и длине между перехватами Ранвье, т.е. чем больше диаметр и чем длиннее интервалы между перехватами Ранвье, тем выше скорость проведения возбуждения.

Нервное волокно обладает *возбудимостью* и *лабильностью*. Возбудимость миелинизированных нервных волокон выше, чем немиелинизированных. Кроме того, у миелинизированных волокон более высокая лабильность по сравнению со всеми другими нервными образованиями, включая и немиелинизированные нервные волокна. Например, известно, что миелинизированные волокна могут воспроизводить до 1000 импульсов в 1 с.

Законы проведения возбуждения по нервным волокнам. Выделяют следующие законы проведения возбуждения по нервным волокнам: 1) закон изолированного проведения возбуждения; 2) закон анатомической и физиологической целостности нервного волокна; 3) закон двустороннего проведения возбуждения по нервному волокну; 4) закон практической неутомляемости нервных волокон; 5) закон прямо пропорциональной зависимости скорости проведения импульса от диаметра нервного волокна.

Закон изолированного проведения возбуждения утверждает, что проведение возбуждения по отдельным нервным волокнам, проходящим в составе нерва, происходит изолированно, независимо от других волокон. Возможность изолированного проведения возбуждения имеет большое физиологическое значение, так как обеспечивает, например, изолированность сокращения каждой нейромоторной единицы.

Закон анатомической и физиологической целостности нервного волокна утверждает, что необходимым условием проведения возбуждения в нерве является не только его анато-

мическая непрерывность, но и физиологическая целостность. Если нарушить свойства мембраны волокна (перевязка, блокада новокаином, аммиаком и др.), то проведение возбуждения по волокну прекращается.

Закон двустороннего проведения возбуждения по нервному волокну утверждает, что любое нервное волокно способно проводить возбуждение в обоих направлениях. В этом можно убедиться, если наносить искусственное раздражение на волокно – потенциалы действия будут распространяться в обе стороны от места раздражения.

Закон практической неутомляемости нервных волокон, который был сформулирован Н.Е. Введенским, указывает на то, что нервное волокно обладает малой утомляемостью. Действительно, проведение возбуждения по нервному волокну не нарушается в течение длительного (многочасового) эксперимента. Считают, что нервное волокно относительно неутомляемо вследствие того, что процессы ресинтеза энергии в нем идут с достаточно большой скоростью и успевают восстановить траты энергии, происходящие при прохождении возбуждения.

В момент возбуждения энергия нервного волокна тратится на работу Na^+/K^+-насоса. Особенно большие траты энергии происходят в перехватах Ранвье вследствие значительной плотности здесь Na^+/K^+-насосов.

Закон прямо пропорциональной зависимости скорости проведения импульса от диаметра нервного волокна был установлен лауреатами Нобелевской премии американскими физиологами Дж. Эрлангером и Г. Гассером (1944). На основании этого закона авторы предложили классификацию нервных волокон. Они разделили все нервные волокна в зависимости от таких показателей, как диаметр, возбудимость, временны́е характеристики потенциала действия и его компонентов, а также скорость проведения возбуждения, на три основные группы – А, В и С (табл. 1).

Группа А – это наиболее толстые миелинизированные моторные и чувствительные волокна; группа В – это миелинизированные преганглионарные волокна автономной нервной системы с низким содержанием в них миелина; группа С – это немиелинизированные постганглионарные волокна симпатической нервной системы. Группа А неоднородна – в ней выделены три основные подгруппы (α, β, γ).

Таблица 1. **Свойства различных нервных волокон млекопитающих**

Тип волокна	Диаметр, мкм	Скорость проведения, м/с	Длительность потенциала действия, мс	Функции
А-α	13–22	70–120	0,4–0,5	Эфферентные волокна, проводящие возбуждение к скелетным мышцам, афферентные волокна, проводящие возбуждение от мышечных рецепторов
А-β	8–13	40–70	0,4–0,6	Афферентные волокна, проводящие возбуждение от рецепторов прикосновения и сухожильных рецепторов
А-γ	4–8	15–40	0,5–0,7	Афферентные волокна, проводящие возбуждение от рецепторов прикосновения и давления; эфферентные волокна – к мышечным веретенам
В	1–3	3–14	1,2	Преганглионарные волокна вегетативной нервной системы
С	0,5–1,0	0,5–2,0	2,0	Постганглионарные волокна вегетативной нервной системы; афферентные волокна, проводящие возбуждение от рецепторов боли, давления и тепла

Объединение нейронов как один из принципов организации работы мозга

Для различных структур мозга характерны определенные типы нейронной организации. Нейроны, выполняющие одну и ту же функцию, образуют группы, популяции, ансамбли, колонки, ядра. В коре большого мозга, мозжечке нейроны формируют слои клеток. Каждый слой имеет свою специфическую функцию.

Серое вещество мозга. Скопления нейронов и нейроглии образуют серое вещество мозга, которое неоднородно. В нем имеются участки концентрации нейронов, где их тела очень плотно располагаются относительно друг друга, а также области, где концентрация нейронов невысокая. Области высокой концентрации нейронов получили название ядер серого ве-

щества. Специфические по функции нейроны образуют самостоятельные ядра, расположенные среди белого вещества в различных отделах ствола головного мозга.

Нервный центр – это комплекс нейронов, сосредоточенных в одной структуре ЦНС, которые выполняют близкие функции.

Нейронные цепи – это последовательно соединенные между собой нейроны, которые выполняют определенную задачу (рефлекторная дуга).

Нейронные сети – это объединение нейронов, которое содержит множество параллельно расположенных и связанных между собой последовательных цепей нейронов. Такие объединения выполняют сложные задачи. Например, сенсорные сети обрабатывают поступающую информацию. Объединенные в нейронные сети нейроны могут приобретать новые свойства, отсутствующие в отдельности. Поэтому элементарная нейронная сеть считается важной единицей функциональной активности ЦНС.

По характеру организации в нервной системе выделяют три типа сетей – иерархические, локальные и дивергентные.

Иерархические сети характеризуются свойствами конвергенции (несколько нейронов одного уровня контактируют с меньшим числом нейронов другого уровня) и дивергенции (нейрон нижележащего уровня контактирует с большим числом нейронов вышележащего уровня). Благодаря этому информация может многократно фильтроваться и усиливаться. Такой тип сетей наиболее характерен для строения сенсорных и двигательных путей.

Локальные сети характеризуются тем, что в них поток информации удерживается в пределах одного иерархического уровня, оказывая на нейроны-мишени возбуждающее или тормозящее действие, что позволяет модулировать поток информации. Таким образом, нейроны локальных сетей действуют как своеобразные фильтры, отбирая и сохраняя нужную информацию.

Дивергентные сети характеризуются наличием нейронов, которые, имея один вход, на выходе образуют контакты со множеством других нейронов. Таким путем эти сети могут влиять одновременно на активность множества элементов, которые могут быть связаны с разными иерархическими уровнями.

Морфология и физиология нейроглии

Нейроглия – это обширная разнородная группа клеток нервной ткани, обеспечивающая деятельность нейронов и выполняющая опорную, трофическую, разграничительную, барьерную, секреторную и защитную функции. Без нейроглии нейроны не могут существовать и функционировать. При этом взаимоотношения между нейронами и нейроглией складываются с раннего эмбриогенеза нервной ткани. На первом этапе развития глиальные клетки вытягивают свои отростки перпендикулярно к плоскости зоны размножения и поэтому называются радиальными глиальными клетками. Нейрон обхватывает своим телом отросток глиальной клетки и медленно как бы взбирается по нему, все более удаляясь от места своего первоначального возникновения к месту окончательного расположения.

Происхождение термина «нейроглия» (от греч. neuron – нерв и glia – клей) связано с первоначальным представлением о наличии некоего вещества, заполняющего пространство между нейронами и нервными волокнами и связывающего их воедино наподобие клея. Нейроглия была открыта в 1846 г. немецким ученым Р. Вирховым. Он назвал ее межуточным веществом, содержащим веретенообразные и звездчатые клетки, трудно отличимые от мелких нейронов. Он же впервые увидел, что нейроглия отделяет нервную ткань от кровеносного русла.

Глиальные клетки по размерам в 3–4 раза меньше, чем нейроны. В мозге человека содержание глиоцитов в 5–10 раз превышает число нейронов, причем все клетки занимают около половины объема мозга. Соотношение между числом глиоцитов и нейронов у человека выше, чем у животных. Это означает, что в ходе эволюции количество глиальных клеток в нервной системе увеличилось более значительно, чем число нейронов.

В отличие от нейронов глиоциты взрослого человека способны к делению. В поврежденных участках мозга они размножаются, заполняя дефекты и образуя глиальный рубец. С возрастом у человека число нейронов в мозге уменьшается, а число глиальных клеток увеличивается.

Нейроглия включает макроглию и микроглию (рис. 17). Макроглия в эмбриональном периоде подобно нейронам развивается из эктодермы. Макроглия подразделяется на астро-

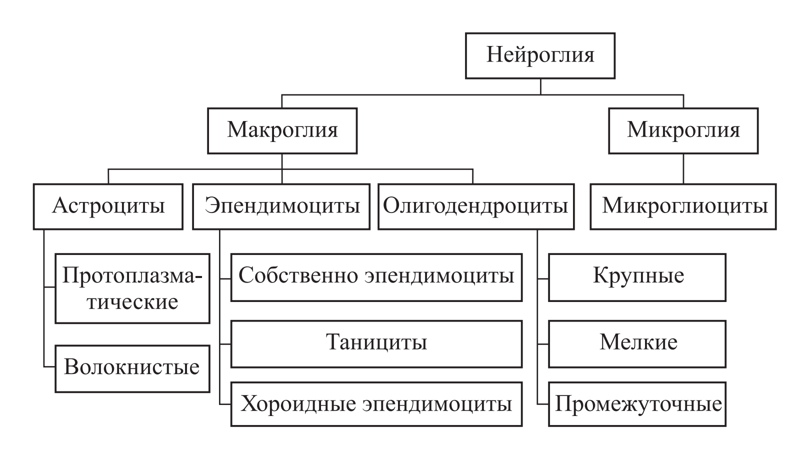

Рис. 17. Классификация нейроглии

цитарную, олигодендроцитарную и эпендимоцитарную глию. Основу этих видов макроглии составляют, соответственно, астроциты, олигодендроциты и эпендимоциты (рис. 18).

Рис. 18. Основные типы глиальных клеток в ЦНС: астроциты, шванновские клетки, нейроны

Микроглия, развивающаяся из мезенхимы, представлена микроглиоцитами, которые по своим морфологическим и функциональным признакам, вероятнее всего, тоже неоднородны.

Кроме того, к глиальным структурам, находящимся в составе периферической нервной системы, относят клетки-сателлиты, или мантийные клетки, расположенные в спинальных, черепно-мозговых и вегетативных ганглиях, а также леммоциты, или шванновские клетки (рис. 19).

Астроциты. На долю астроцитов (или звездчатых глиальных клеток) приходится около 40% от всех глиоцитов. Астроциты – это многоотростчатые, самые крупные формы глиоцитов. Они встречаются во всех отделах ЦНС, но их количество различно: в коре больших полушарий их содержится 61,5%, в мозолистом теле – 54%, в стволе мозга – 33%.

Астроциты делятся на две подгруппы – протоплазматические и волокнистые, или фиброзные. *Протоплазматические астроциты* встречаются преимущественно в сером веществе ЦНС. Для них характерны многочисленные разветвления коротких, толстых отростков. *Волокнистые астроциты* располагаются в основном в белом веществе ЦНС. От них отходят длинные, тонкие, незначительно ветвящиеся отростки.

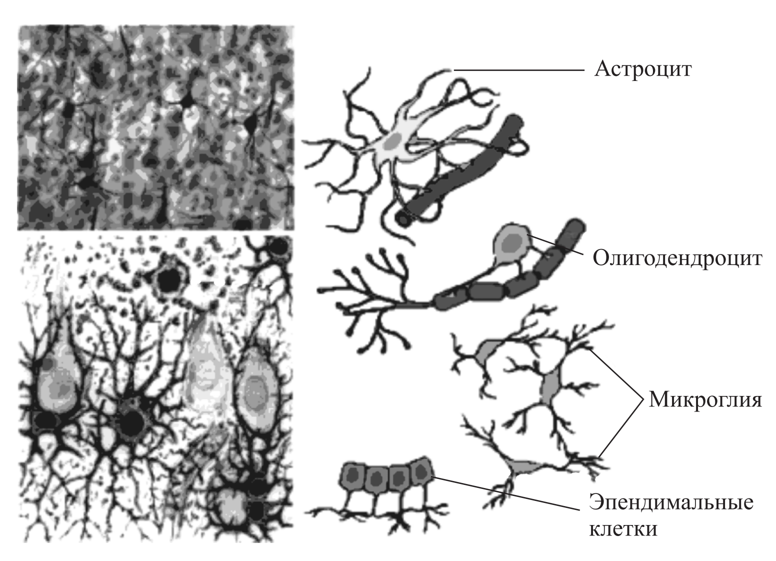

Рис. 19. Глиальные клетки – важная составная часть мозговой ткани

Астроциты выполняют четыре основные функции – опорную, разграничительную (транспортную и барьерную), метаболическую (регуляторную) и защитную (иммунную и репаративную).

Олигодендроциты. Это обширная группа разнообразных мелких клеток с короткими немногочисленными отростками. Олигодендроцитов в коре больших полушарий содержится 29%, в мозолистом теле – 40%, в стволе головного мозга – 62%. Они встречаются в белом и сером веществе ЦНС. В белом веществе ЦНС олигодендроциты располагаются рядами, вплотную к проходящим здесь нервным волокнам. В сером веществе они расположены вдоль миелинизированных нервных волокон и вокруг тел нейронов, образуя с ними тесный контакт. Таким образом, олигодендроциты окружают тела нейронов, а также входят в состав нервных волокон и нервных окончаний. В целом, олигодендроциты изолируют эти образования от соседних структур и тем самым способствуют проведению возбуждения.

Олигодендроциты выполняют две основные функции: образование миелина как компонента изолирующей оболочки у нервных волокон в ЦНС и трофическую функцию, включающую участие в регуляции метаболизма нейронов.

Эпендимоциты. Образуют эпендимную глию, или эпендиму. Эпендима – это однослойная выстилка полостей желудочков мозга и центрального канала спинного мозга, состоящая из эпендимоцитов. Эпендимоциты представляют собой клетки кубической или цилиндрической формы.

Микроглия. Представляет собой совокупность мелких удлиненных звездчатых клеток с короткими немногочисленными ветвящимися отростками. Микроглиоциты располагаются вдоль капилляров в ЦНС, в сером и белом веществе и являются вариантом блуждающих клеток. Количество микроглиоцитов в разных отделах головного мозга относительно невысокое: в коре больших полушарий – 9,5%, в мозолистом теле – 6%, в стволе головного мозга – 8% от всех видов глиоцитов.

Основная функция микроглии – защитная. Клетки микроглии – это специализированные макрофаги ЦНС, обладающие значительной подвижностью. Они могут активироваться и размножаться при воспалительных и дегенеративных заболеваниях нервной системы. Для выполнения фагоцитарной функции микроглиоциты утрачивают отростки и увеличива-

ются в размерах. Они способны фагоцитировать остатки погибших клеток. Активированные клетки микроглии ведут себя подобно макрофагам.

Таким образом, мозг, отделившись от «общей» иммунной системы гематоэнцефалическим барьером, имеет собственную автономную иммунную систему, которая представлена микроглиоцитами, а также лимфоцитами спинномозговой жидкости. Именно эти клетки становятся активными участниками всех патологических процессов, происходящих в мозге.

Клетки микроглии играют очень важную роль в развитии поражений нервной системы при СПИДе. Они разносят (совместно с моноцитами и макрофагами) вирус иммунодефицита человека (ВИЧ) по ЦНС.

Тестовые задания

1. Нейрон – специализированная клетка, способная:
а) принимать, обрабатывать, кодировать, передавать информацию;
б) хранить информацию, реагировать на раздражения;
в) устанавливать контакты с другими нейронами и клетками органов, генерировать электрические разряды;
г) все вышеперечисленное.

2. К интегративной части нейрона относят:
а) дендриты и перикарион;
б) перикарион (сому) и аксонный холмик;
в) дендриты и аксон;
г) аксонный холмик и аксон.

3. К воспринимающей части нейрона относят:
а) дендриты и перикарион;
б) перикарион (сому) и аксонный холмик;
в) дендриты и аксон;
г) аксонный холмик и аксон.

4. Нейроны делятся на моно-, би- и полимодальные:
а) по воспринимаемой сенсорной информации;
б) по активности;
в) по медиатору;
г) в зависимости от отдела ЦНС.

5. К нервным волокнам типа В относятся:
а) постганглионарные волокна симпатического отдела вегетативной нервной системы;
б) преганглионарные волокна парасимпатического отдела вегетативной нервной системы;

в) миелинизированные преганглионарные волокна вегетативной нервной системы;
г) все вышеперечисленное.

6. Волокна, проводящие возбуждение от моторных нервных центров спинного мозга к скелетным:
а) волокна типа С;
б) волокна типа А;
в) волокна типа А-α;
г) волокна типа А-β.

7. Нервные волокна, которые проводят возбуждение от болевых рецепторов, некоторых терморецепторов и рецепторов давления:
а) волокна типа С;
б) волокна типа В;
в) волокна типа А;
г) волокна типа А (β, γ, δ).

8. Клетки нервной ткани, строение и функции которых приспособлены к передаче и обработке информации:
а) астроциты;
б) олигодендроциты;
в) нейроны;
г) шванновские клетки.

9. Клетки нейроглии, расположенные между кровеносными сосудами и телами нейронов и являющиеся компонентом гематоэнцефалического барьера:
а) астроциты;
б) олигодендроциты;
в) клетки микроглии;
г) шванновские клетки.

10. Клетки нейроглии, являющиеся фагоцитами мозга и входящие в состав ретикулоэндотелиальной системы:
а) астроциты;
б) олигодендроциты;
в) клетки микроглии;
г) шванновские клетки.

11. Нейроны, образующие пути, по которым импульсы передаются от рецепторов в ЦНС:
а) ассоциативные;
б) афферентные;
в) эфферентные;
г) моторные.

12. Нейроны, образующие пути, по которым импульсы передаются от ЦНС к рабочим органам:
а) ассоциативные;
б) афферентные;
в) эфферентные;
г) вставочные.

13. Нейроны, образующие цепи и осуществляющие анализ входящей информации, хранение опыта в виде памяти и формирование команд эффекторам:
а) ассоциативные;
б) афферентные;
в) эфферентные;
г) моторные.

14. Нейроны, иннервирующие железы, поперечно-полосатые и гладкие мышцы:
а) ассоциативные;
б) афферентные;
в) вставочные;
г) моторные.

15. Нейроны, отростки которых не выходят за пределы ЦНС:
а) ассоциативные;
б) афферентные;
в) эфферентные;
г) моторные.

16. Нервные волокна, в зависимости от диаметра и скорости проведения возбуждения, делятся:
а) на миелинизированные и немиелинизированные;
б) на мякотные и безмякотные;
в) на типы А, В и С;
г) на α, β, γ, δ.

17. На четыре подгруппы – α, β, γ, Δ – подразделяются волокна:
а) типа А;
б) типа В;
в) типа С;
г) типов А, В и С.

18. Участки миелинизированного волокна, на которых отсутствует оболочка, называются:
а) перехватами Пуркинье;
б) перехватами Ранвье;
в) перехватами Гиса;
г) перехватами Шванна.

19. Скорость распространения возбуждения по нервному волокну:
а) не зависит от его диаметра;
б) зависит от его диаметра: чем больше диаметр, тем выше скорость;
в) зависит от его диаметра: чем меньше диаметр, тем выше скорость;
г) зависит лишь от длины волокна.

20. Максимальной скоростью распространения возбуждения обладают нервные волокна:
а) А-α;
б) А-β;

в) А-γ;
г) А-Δ.

21. Минимальной скоростью распространения возбуждения обладают нервные волокна:
а) А-α;
б) В-типа;
в) С-типа;
г) А-γ.

22. Проведение возбуждения по немиелинизированным нервным волокнам осуществляется по механизму:
а) сальтаторному;
б) круговых токов;
в) диффузии;
г) ионного насоса.

23. Проведение возбуждения по миелинизированным нервным волокнам осуществляется по механизму:
а) сальтаторному;
б) круговых токов;
в) диффузии;
г) ионного насоса.

24. При сальтаторном механизме проведения возбуждения амплитуды потенциалов действия:
а) примерно одинаковы на всем протяжении аксона;
б) больше в начале и меньше в конце аксона;
в) меньше в начале и больше в конце аксона;
г) зависят от величины перехватов Ранвье.

25. При проведении возбуждения круговыми токами амплитуды потенциалов действия:
а) примерно одинаковы на всем протяжении аксона;
б) больше в начале и меньше в конце аксона;
в) меньше в начале и больше в конце аксона;
г) зависят от толщины шванновской оболочки.

26. Факт того, что сопротивление межклеточной жидкости меньше сопротивления мембраны нервного волокна, лежит в основе закона:
а) анатомической целостности нерва;
б) физиологической целостности нерва;
в) изолированного проведения возбуждения;
г) двустороннего проведения возбуждения.

27. Факт того, что потенциалы действия возникают по обе стороны от места раздражения нерва, лежит в основе закона:
а) анатомической целостности нерва;
б) физиологической целостности нерва;
в) изолированного проведения возбуждения;
г) двустороннего проведения возбуждения.

28. Обезболивание путем введения новокаина в область прохождения чувствительного нерва основано на нарушении закона:
а) анатомической и физиологической целостности нерва;
б) изолированного проведения возбуждения;
в) двустороннего проведения возбуждения;
г) все вышеперечисленное.

Глава 7. ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В НЕРВНОЙ КЛЕТКЕ

Понятие раздражимости и возбудимости

Биологические системы – живые организмы, органы, ткани и клетки – могут находиться в двух основных состояниях: физиологического покоя и активности. **Физиологический покой** – это состояние, когда живой организм не проявляет признаков присущей ему деятельности при отсутствии специальных раздражающих воздействий извне. Но такое состояние относительно, так как в клетках, тканях и органах непрерывно совершаются сложные процессы обмена веществ.

При изменениях внешней или внутренней среды живые организмы приходят в активное состояние. Способность живых организмов и образующих их систем (клеток, тканей и органов) реагировать на внешнее воздействие изменением своих физико-химических и физиологических свойств называется **раздражимостью**. Раздражимостью обладают как животные, так и растения. Со свойствами раздражимости клеток и тканей связаны все проявления роста, размножения, передвижения.

Отдельные клетки и ткани организма в ходе эволюции приспособились осуществлять быстрые и точные ответы на действие раздражителей. Они получили название возбудимых клеток и тканей. В организме животных и человека возбудимыми тканями являются нервная, мышечная и железистая. Другие ткани организма, обладая свойством раздражимости, т.е. изменением обмена веществ и энергии в ответ на раздражение, не относятся к возбудимым, так как они не способны быстро реагировать на раздражение.

Способность организма, органа, ткани или клетки быстро отвечать на раздражение специфической реакцией – возбуж-

дением называется **возбудимостью**. Мерой возбудимости живой структуры является пороговая сила раздражителя, которая вызывает видимую ответную реакцию. Возбудимость и порог раздражения находятся в обратных соотношениях: чем выше порог, т.е. чем большую силу нужно приложить, чтобы вызвать ответную реакцию, тем ниже возбудимость живой структуры. И наоборот – чем ниже порог, тем выше возбудимость. Раздражимость и возбудимость характеризуют одно и то же свойство биологической системы – способность отвечать на раздражение.

Если на возбудимую структуру (нейрон, нервное волокно, мышечное волокно) подействовать пороговым раздражителем, то сформируется специфичный тип ответной реакции. При этом возбудимая структура перейдет от состояния относительного покоя к возбуждению. Для каждой возбудимой структуры переход в возбужденное состояние определяется осуществлением специфичной для нее деятельности. Например, мышца при возбуждении сокращается, эпителиальные, или железистые, клетки при возбуждении выделяют секрет, нейроны генерируют нервный импульс, или потенциал действия.

Обязательным признаком возбуждения является изменение электрического состояния клеточной мембраны – формирование потенциала действия (рис. 20). Однако нередко при действии на возбудимую структуру сверхсильного раздражителя (сверхпороговой силы) может возникать не активация ее дея-

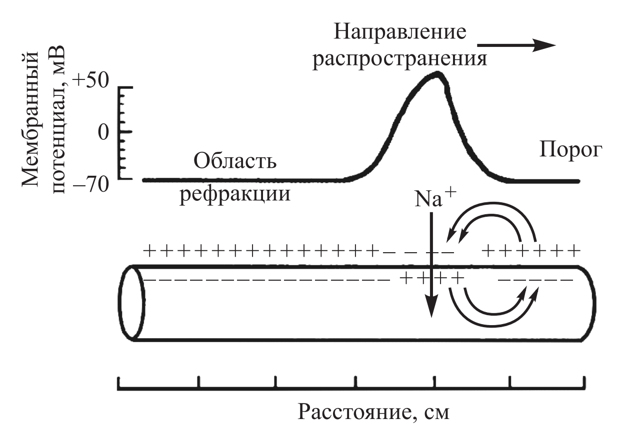

Рис. 20. Распространение возбуждения по нервному волокну

тельности, а, наоборот, временное снижение или даже полное прекращение ее активности. **Торможение** – это тоже активный процесс, возникающий в ответ на раздражение, но проявляющийся в снижении деятельности или полном ее прекращении.

Возбудимость как специализированное свойство отдельных клеток организма обусловлена наличием у них особых свойств, которые определяются строением и функцией их цитоплазматической мембраны. Это:

- избирательная проницаемость мембраны для ионов Na^+, K^+, Ca^{2+} и Cl^-, обеспечивающая неравновесное распределение указанных ионов между клеткой и внеклеточной средой, что лежит в основе формирования электрического заряда клетки;
- механизм активного транспорта указанных ионов, благодаря чему поддерживается ионная асимметрия;
- система специализированных белков-рецепторов, способных воспринимать электрические и химические сигналы внешней среды.

Строение клеточных мембран

Все возбудимые клетки покрыты снаружи мембраной, которая получила название цитоплазматической. Внутри клетки также имеются мембранные структуры (например, мембраны митохондрий, ядра клетки, эндоплазматического ретикулума). Однако по своим свойствам они существенно отличаются от плазматической мембраны.

Плазматическая мембрана (плазмолемма, цитолемма) всех возбудимых клеток – самая толстая из клеточных мембран. Под электронным микроскопом она имеет вид трехслойной структуры, представленной двумя электронно-плотными слоями, которые разделяются светлым слоем. Ее молекулярное строение описывается жидкостно-мозаичной моделью, согласно которой она состоит из двойного фосфолипидного слоя, в который погружены и с ним связаны молекулы белков.

Липидный бислой представлен молекулами, имеющими гидрофильную (полярную) головку и гидрофобный (неполярный) хвост. В мембране гидрофобные цепи обращены внутрь бислоя, а гидрофильные головки – кнаружи.

Мембранные белки составляют более 50% массы мембраны и удерживаются в липидном бислое за счет гидрофобных

взаимодействий с молекулами липидов. По своему расположению относительно липидного бислоя мембранные белки разделяются на две основные группы – интегральные и периферические. Периферические белки находятся на поверхности мембраны и непрочно связаны с ней. Интегральные белки погружены в липидный бислой либо полностью (собственно интегральные белки), либо частично (полуинтегральные белки). Кроме того, многие белки пронизывают всю мембрану (трансмембранные белки).

Все белки мембраны синтезируются в эндоплазматическом ретикулуме, а затем направляются в аппарат Гольджи, откуда они распределяются на соответствующие участки мембраны. Таким образом, плазматическая мембрана выполняет разнообразные функции, играет важную роль в жизнедеятельности клеток. Основная функция плазматической мембраны заключается в создании необходимой для деятельности данной клетки микросреды. Эту функцию называют барьерно-транспортной, так как именно избирательная проницаемость и избирательный транспорт обеспечивают создание такой среды. Благодаря этой функции возбудимые клетки формируют мембранный потенциал, кратковременное изменение которого представляет основной признак возбуждения (потенциал действия). Важнейшей функцией плазматической мембраны является рецепция внешних сигналов, в том числе поступающих от других клеток через специальные устройства (синапсы) либо кровь, лимфу или ликвор. В роли сигналов выступают молекулы медиаторов, гормонов, биологически активных веществ. Таким образом, с участием мембраны осуществляется межклеточное взаимодействие в организме. Наряду со способностью возбудимых клеток формировать мембранный потенциал и потенциал действия способность к межклеточным взаимодействиям обеспечивает все многообразие видов деятельности ЦНС.

Мембранный транспорт. Классификация механизмов транспорта веществ через биологические мембраны

Мембранный транспорт веществ – это переход вещества из внеклеточной среды во внутриклеточную либо наоборот. Любой вид транспорта определяется свойствами переносимо-

го вещества, а также градиентом концентрации между наружной и внутренней поверхностью плазматической мембраны.

Если перенос вещества происходит с участием транспортной частицы (переносчика), то в этом случае возможны два варианта. Первый вариант – перенос по градиенту концентрации. Такой вид транспорта не требует для своей реализации затраты энергии. Поэтому его условно называют ***пассивным транспортом***. Второй вариант – перенос вещества против градиента его концентрации. В этом случае необходима затрата свободной энергии. Такой вид транспорта получил название ***активного транспорта*** (рис. 21).

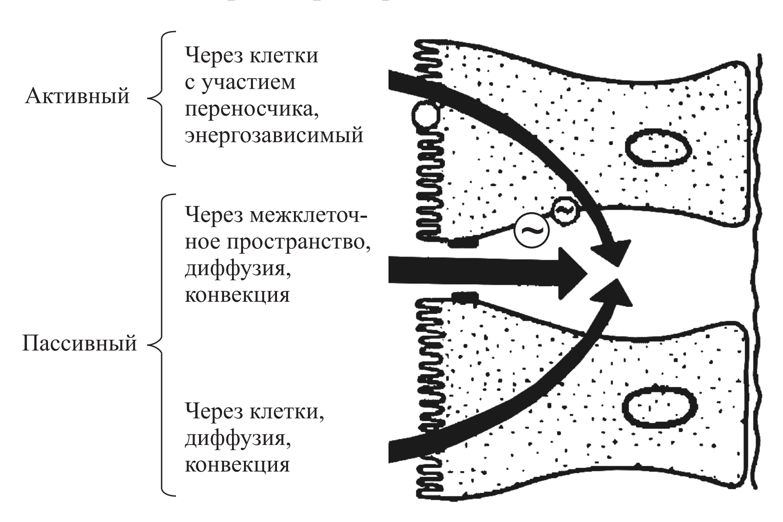

Рис. 21. Виды транспорта веществ

Различают прямой и опосредованный транспорт. *Прямой транспорт* осуществляется без участия переносчиков и без затраты энергии. Он идет путем диффузии, или фильтрации. Примером такого вида транспорта является перенос кислорода как жирорастворимого вещества. *Опосредованный транспорт* во всех случаях совершается с участием переносчика. При этом в одних случаях такой вид транспорта идет без затраты энергии (облегченная диффузия), а в других – с затратой энергии (активный транспорт). Активный транспорт может протекать по механизму первично-активного и вторично-активного транспорта. При *первично-активном транспорте*

энергия затрачивается на перенос данного вещества (транспорт ионов Na^+ с помощью натриевого насоса), а при *вторично-активном транспорте* энергия тратится на перенос другого вещества, в результате чего возникает возможность переносить и другое вещество (перенос глюкозы против градиента концентрации за счет энергии, потраченной на перенос ионов Na^+ против градиента его концентрации). При этом отдельно выделяют транспорт, сопряженный с переносом двух веществ (котранспорт), который может протекать по типу симпорта (два вещества идут в одном направлении, например, ионы Na^+ с молекулой глюкозы) или по типу антипорта (одно вещество идет в клетку, второе – из клетки, так работает, например, Na^+/K^+-насос).

Кроме того, как вариант активного транспорта различают транспорт с изменением архитектуры мембраны – экзоцитоз и эндоцитоз. В данном случае большая молекула (или группа молекул) выбрасывается за пределы клетки (экзоцитоз), либо происходит поглощение этого вещества из среды внутрь клетки (эндоцитоз).

Характеристика пассивного транспорта веществ

Различают два вида пассивного транспорта – простую и облегченную диффузию. Механизмом ***простой диффузии*** осуществляется перенос мелких жирорастворимых молекул (O_2, CO_2 и др.). Диффузия идет со скоростью, пропорциональной градиенту концентрации, или градиенту напряжения транспортируемых веществ (рис. 22).

Облегченная диффузия осуществляется через специфические каналы или с участием специфических белков-переносчиков. В том и другом случаях перенос вещества идет без затраты энергии – за счет химического или электрохимического градиента.

С помощью белков-переносчиков возбудимые клетки получают из внеклеточной среды аминокислоты, моносахара, которые транспортируются в клетку по градиенту концентрации. Этот вид транспорта регулируется с участием гормонов, например инсулина.

Ионные каналы – это интегральные белки мембраны, которые выполняют функцию транспортирующей частицы для со-

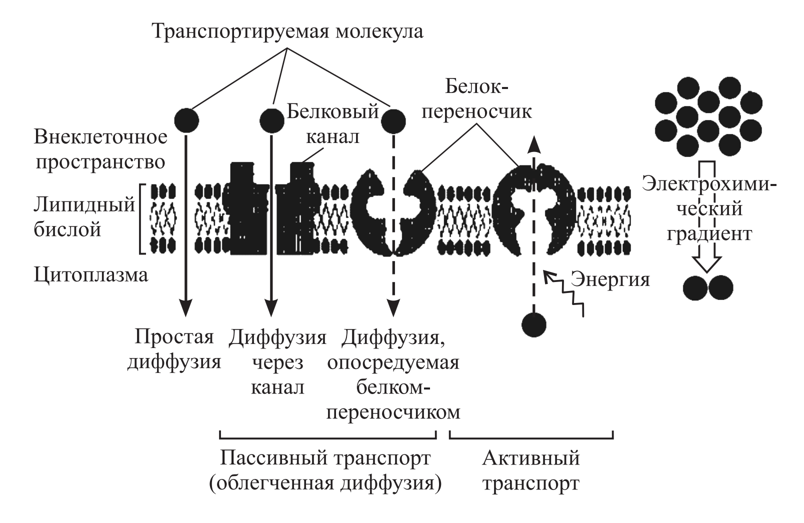

Рис. 22. Схематическое изображение пассивного транспорта молекул

ответствующего иона. Это тоже переносчики, но их способность транспортировать ионы регулируется с помощью специальных механизмов, зависимых от уровня мембранного потенциала или состояния специфических клеточных рецепторов, управляемых этими каналами. Кроме того, изменение ионной проницаемости, особенно у потенциалзависимых ионных каналов, может происходить с огромной скоростью – канал способен открываться только на 1–3 мс.

Натриевые каналы имеют устья, селективный фильтр, воротный механизм (рис. 23). Ворота у них двух типов – активационные и инактивационные. В условиях покоя (при мембранном потенциале, равном –80 мВ) активационные ворота закрыты, но они «готовы» в любой момент открыться, а инактивационные ворота открыты. При снижении мембранного потенциала (например, с +80 до +60 мВ) активационные ворота открываются, в результате чего интенсивность натриевого потока, входящего в клетку, возрастает. Однако спустя определенное время (1–2 мс) инактивационные ворота закрываются, т.е. происходит инактивация натриевых каналов. Следствием этого процесса является снижение почти до нуля входящего в клетку потока ионов Na^+. Некоторое время спустя закрываются активационные ворота, открываются инактивационные ворота, и канал готов к новому циклу.

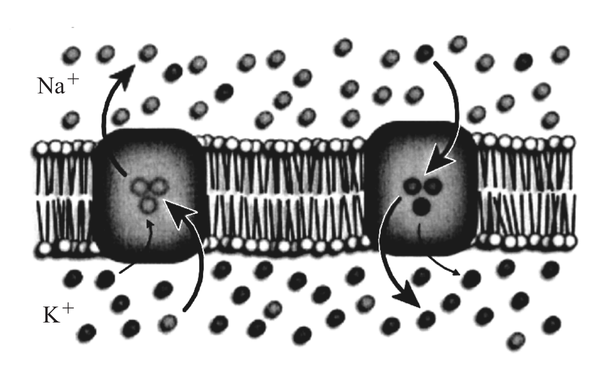

Рис. 23. Принцип действия натриевого насоса клеточной мембраны

Промежуток времени, в течение которого натриевые каналы не способны пропускать через себя поток ионов Na^+, получил название *рефрактерного периода* или *периода невозбудимости*. У нейронов и скелетно-мышечных волокон он очень короткий (в пределах 1–3 мс), в клетках сердца длится 250–300 мс. Скорость восстановления проницаемости натриевых каналов определяет лабильность возбудимых клеток, т.е. их способность к ритмической активности. Чем выше скорость, тем выше лабильность.

Натриевые каналы играют исключительно важную роль в деятельности нейронов, нервных и скелетно-мышечных волокон, миокардиоцитов и других возбудимых клеток, так как обеспечивают начальный компонент потенциала действия, т.е. его фазу деполяризации.

Натриевые каналы блокируются тетрадотоксином, а также новокаином и другими местными анестетиками, что служит основой для широкого применения местных анестетиков в медицинской практике, в частности с целью обезболивания.

Калиевые каналы также характеризуются высокой избирательностью по отношению к ионам K^+. Каналы играют очень важную роль: с их участием формируется мембранный потенциал всех возбудимых клеток, а в период генерации потенциала действия они обеспечивают процесс реполяризации, т.е. восстановления исходного уровня мембранного потенциала. Кроме того, степень проницаемости калиевых каналов определяет способность возбудимых клеток к самовозбуждению, или автоматии.

Кальциевые каналы обеспечивают поступление ионов Ca^{2+} из внеклеточной среды во внутриклеточную, что имеет важ-

ное значение для процессов возбуждения нейронов, миокардиоцитов, гладкомышечных клеток, а также для функционирования синаптической передачи.

Характеристика активного транспорта веществ

Различают первично-активный и вторично-активный транспорт.

Первично-активный транспорт – это такой транспорт, когда энергия расходуется непосредственно на перенос частиц. Он включает: перенос отдельных ионов вопреки концентрационному и электрическому градиентам с помощью специальных ионных насосов; эндоцитоз, экзоцитоз и трансцитоз.

Транспорт вещества с помощью ионных насосов. Насосы представляют собой белковые молекулы, обладающие свойствами переносчика и АТФ-азной активностью. Непосредственным источником энергии являются АТФ. Специфичность насосов заключается в том, что они обычно переносят какой-то определенный ион или два иона. Хорошо изучены Na^+/Ka^+-, Ca^{2+}- и H^--насосы.

Постоянная работа насосов необходима для поддержания концентрационных градиентов ионов, электрического заряда клетки и движения воды и незаряженных частиц в клетку и из клетки вторично-активно согласно законам диффузии и осмоса.

Эндоцитоз, экзоцитоз и трансцитоз – это варианты активного транспорта, при которых меняется архитектура мембран. Они осуществляются с затратой энергии.

Эндоцитоз – это процесс активного введения крупномолекулярных частиц из среды в клетку. Такой вид транспорта, к примеру, имеет место у новорожденных детей, которые с молоком матери получают антитела (иммуноглобулины). Эти крупные белковые частицы, не разрушаясь, с помощью энтероцитов всасываются в кишечнике и попадают в кровь ребенка, будучи совершенно ненарушенными и способными к выполнению своих функций (рис. 24, *а*).

При эндоцитозе клеточная мембрана образует впячивания, или выросты, внутрь клетки, которые, отшнуровываясь, превращаются в пузырьки. Последние затем обычно сливаются с первичными лизосомами, образуя вторичные лизосомы,

в которых содержимое подвергается гидролизу – внутриклеточному перевариванию. Продукты гидролиза используются клеткой.

Экзоцитоз – это процесс выделения крупных молекул из клетки (рис. 24, *б*). Пример – выделение квантов медиатора из везикулы в синапсе. По сути, экзоцитоз представляет собой процесс, обратный эндоцитозу. При экзоцитозе вначале происходит упаковка транспортируемого вещества в мембранные экзоцитозные пузырьки. После того как такие структуры сформировались, они приближаются к плазмолемме и сливаются с ней. При этом мембрана пузырька встраивается в плазмолемму, а его содержимое выделяется во внеклеточное пространство.

Трансцитоз наблюдается в тех клетках, где на поверхности формируется эндоцитозный пузырек, который переносится

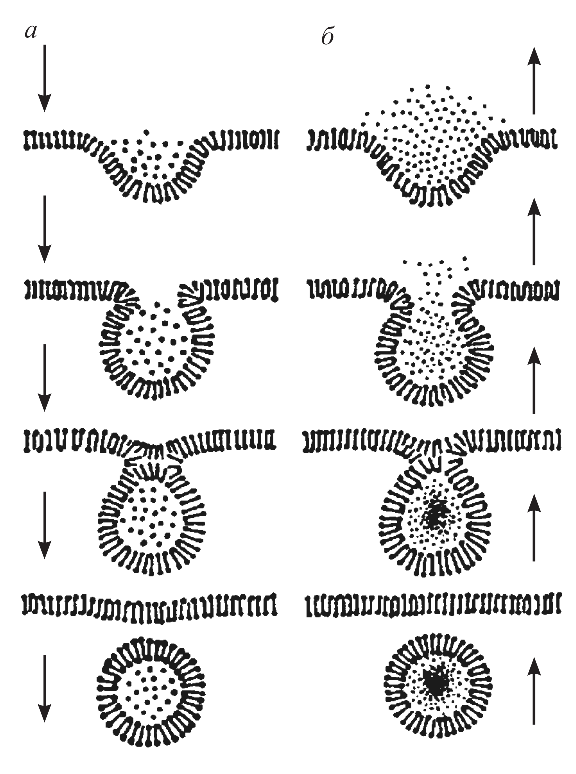

Рис. 24. Сравнение эндоцитоза (*а*) и экзоцитоза (*б*)

к противоположной поверхности клетки и выделяет свое содержимое во внеклеточное пространство. Трансцитоз характерен для эндотелиальных клеток кровеносных сосудов. В этих клетках пузырьки могут объединяться, образовывая временные трансцеллюлярные каналы, через которые транспортируются водорастворимые молекулы.

Вторично-активный транспорт представлен в эпителиальных клетках кишечника и в эпителии почек. В данном случае одним механизмом транспортируются одновременно две молекулы. В случае Na^+/K^+-насоса имеет место антипорт (поток ионов K^+ направлен внутрь клетки, поток ионов Na^+ направлен из клетки в среду). В случае же вторично-активного транспорта имеет место симпорт (потоки ионов направлены внутрь клетки).

Классификация биопотенциалов

Биопотенциалы – это общее название всех видов электрических процессов в живых системах.

Потенциал повреждения представляет собой исторически первое понятие, введенное для обозначения электрической активности живых организмов. Оно означает разность потенциалов между неповрежденной и поврежденной поверхностями живых возбудимых тканей (мышцы, нервы). При этом поврежденная поверхность является электронегативной по отношению к неповрежденной поверхности. Изучение природы потенциала повреждения послужило толчком к созданию мембранной теории возникновения биопотенциалов.

Мембранный потенциал, или ***потенциал покоя*** (***МП***, ***ПП***), – это разность потенциалов между наружной и внутренней поверхностями мембраны клетки (мышечного волокна) в условиях покоя. Обычно МП различных возбудимых клеток составляет 50–90 мВ со знаком минус внутри клетки.

Потенциал действия (***ПД***) представляет собой относительно быстрое изменение мембранного потенциала возбудимых клеток во время их возбуждения.

Возбуждающий постсинаптический потенциал (***ВПСП***) и ***тормозной постсинаптический потенциал*** (***ТПСП***) – это изменение мембранного потенциала постсинаптической мембраны при передаче возбуждающего или тормозного воздей-

ствия в синапсе. Деполяризация этой мембраны соответствует ВПСП, а гиперполяризация – ТПСП.

Вызванный потенциал – это потенциал действия нейрона, возникающий в ответ на возбуждение рецептора, несущего информацию к этому нейрону.

Мембранный потенциал, или потенциал покоя

Для объяснения причины поляризации мембраны надо рассмотреть свойства самой мембраны, а также ионный состав внутриклеточной жидкости и внеклеточной среды. Мембрана имеет толщину 5–10 нм. Состоит из липидов, белков и мукополисахаридов. Бимолекулярный слой липидов является матриксом мембраны. Белки, вкрапленные в липидный матрикс, образуют каналы для воды и ионов, формируют ионные насосы и т.д. Мукополисахариды, располагаясь в виде «деревьев» на поверхности мембраны, осуществляют рецепторные функции. Мембрана легко проницаема для жирорастворимых веществ, молекулы которых проникают через липидный матрикс. Крупные водорастворимые молекулы, в том числе анионы органических веществ, через мембрану практически не проходят. Кроме того, в мембране нервной клетки существуют каналы, проницаемые для воды, малых ионов и молекул водорастворимых веществ. В мембране существуют специфические (селективные) натриевые, калиевые, хлорные и кальциевые каналы, т.е. каналы, избирательно пропускающие только натрий, калий, хлор или кальций. Они обладают воротными механизмами и могут находиться в открытом или закрытом состоянии. Помимо этого, мембрана имеет неспецифические каналы для ионной утечки, каждый из которых проницаем для ионов Na^+, K^+ и Cl^- (хотя больше всего проницаем для ионов K^+). Каналы не имеют воротных механизмов, всегда открыты и почти не меняют своего состояния при электрических воздействиях на мембрану.

Важным условием существования мембранного потенциала покоя является отличие ионного состава аксоплазмы от ионного состава внешней среды. Эти различия постоянны и сводятся к тому, что в аксоплазме по сравнению с окружающей средой меньше ионов Na^+, больше ионов K^+ и значительно больше органических анионов. Что касается катионных раз-

личий, то они являются результатом работы так называемого Na^+/K^+-насоса мембраны, который непосредственно откачивает натрий из клетки в обмен на калий.

В самой мембране мембранный потенциал покоя проявляется как электрическое поле значительной напряженности (10^5 В/см). Это поле воздействует на макромолекулы мембраны и придает их заряженным группам определенную пространственную ориентацию. Электрическое поле мембранного потенциала покоя обеспечивает закрытое состояние так называемых активационных ворот натриевых каналов и открытое состояние их инактивационных ворот. Этим обеспечивается состояние покоя и готовности к возбуждению.

Потенциал действия

Потенциал действия возникает в ответ на действие порогового раздражителя при достижении критического уровня деполяризации (рис. 25). Это очень быстрый процесс. В потенциале действия различают *пик* (*спайк*) и *следовые потенциалы*. Пик потенциала действия представляет собой кратковременную инверсию внутриклеточного потенциала. Он имеет быструю восходящую фазу и несколько более медленный спад. Общая длительность пика составляет около 3 мс, а амплитуда – 110 мВ, т.е. превышает мембранный потенциал покоя (70 мВ) на 40 мВ. Эту разницу называют *овершутом*. Вслед за пиком потенциала действия регистрируются значительно более слабые и длительные отрицательные и положительные следовые потенциалы. Потенциал действия имеет стандартные амплитуду и временные параметры, не зависящие от силы стимула, вызвавшего данный потенциал действия (правило «все или ничего»). Причиной развития потенциала действия является вызываемое критической деполяризацией мембраны открытие ее натриевых и калиевых каналов.

Вход ионов Na^+ в клетку обеспечивает восходящую фазу пика потенциала действия, т.е. деполяризацию. В это время происходит инверсия потенциала на мембране. Несколько запаздывающий выход ионов K^+ участвует в создании нисходящей фазы пика – *реполяризации*. Быстрый входящий натриевый ток и медленный выходящий калиевый ток возникают практически одновременно, но натриевый развивается, быстрее достигая своего потолка. Если мембранный потенциал

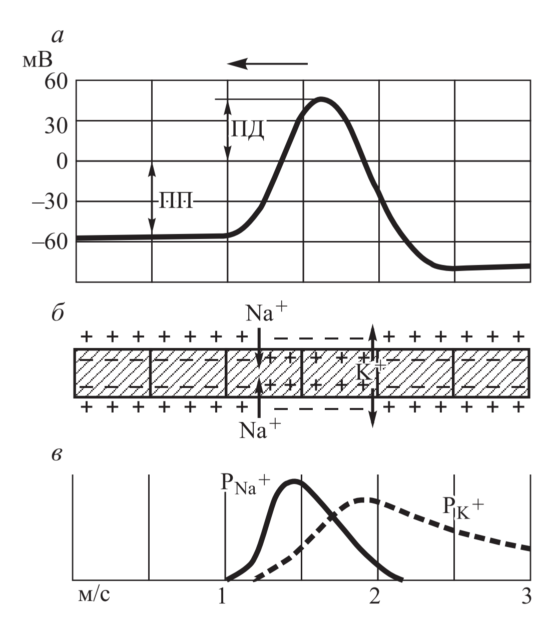

Рис. 25. Схема, иллюстрирующая механизм возникновения потенциала действия (ПД) в нервном волокне:

а – изменения мембранного потенциала; *б* – схематическое изображение ионных токов; *в* – изменения проницаемости мембраны для ионов Na^+ (P_{Na^+}) и K^+ (P_{K^+}); ПП – потенциал покоя

покоя возвращается к величине, характерной для покоя, то натриевый ток исчезает в 10 раз быстрее, чем калиевый. Можно сказать, что натриевые каналы мембраны и активируются (деполяризацией), и деактивируются (реполяризацией) быстрее, чем калиевые.

Активация каналов определяется открытием их активационных ворот, а деактивация – закрытием этих же ворот. Вследствие деполяризации, но значительно позже, чем активация, развивается *инактивация* натриевых каналов, которая заключается в закрытии специальных инактивационных ворот в натриевых каналах. Инактивация – очень важный механизм, способствующий прекращению пика потенциала действия, развитию временной невозбудимости – рефрактерности. Она устраняется после реполяризации мембраны.

Отрицательный следовой потенциал связан с остаточным током натрия, с накоплением калия в межклеточных щелях. Положительный следовой потенциал обеспечивается остаточ-

ным током калия, но главным образом электрогенной работой Na^+/K^+-насоса мембраны. Работа последнего активируется накоплением ионов Na^+ под мембраной, а ионов K^+ в межклеточных щелях.

При развитии деполяризации имеют место подпороговые изменения мембранного потенциала, которые проявляются в форме так называемого локального ответа. Первые признаки локального ответа появляются при действии стимула, составляющего 50–75% от пороговой величины. Локальный ответ так же, как и потенциал действия, обусловлен повышением проницаемости мембраны для натрия, но этого повышения недостаточно, чтобы вызвать быструю деполяризацию. Кроме того, она тормозится инактивацией натриевых и активацией калиевых каналов. Амплитуда локального ответа пропорциональна силе подпорогового раздражителя, а не стандартна, как у потенциала действия, т.е. не подчиняется закону «все или ничего». Амплитуда локального ответа увеличивается по мере приближения стимула к пороговой величине, затем он перерастает в потенциал действия, так как скорость увеличения натриевой проницаемости мембраны начинает превышать скорость роста калиевой проницаемости.

В различные фазы развития потенциала действия изменяется возбудимость клеточной мембраны. Во время развития локального ответа возбудимость повышается (мембранный потенциал приближается к критическому уровню деполяризации), во время пика потенциала действия мембрана утрачивает возбудимость, что получило название фазы абсолютной рефрактерности. После окончания пика она постепенно восстанавливается. Этот период называется относительной рефрактерностью и совпадает с периодом реполяризации. Абсолютная рефрактерность объясняется полной инактивацией натриевых каналов и повышением калиевой проводимости. Реполяризация мембраны ведет к реактивации натриевых каналов и снижению калиевой проводимости. Длительность относительной рефрактерности составляет 5–10 мс. При наличии следовой деполяризации она сменяется фазой повышенной возбудимости (супернормальности). Изменение возбудимости клетки имеет значение при ее ответах на ритмическое раздражение. В фазу абсолютной рефрактерности клетка не отвечает на сигнал любой силы. Это имеет защитное значение, так как охраняет клетку от слишком большой частоты раздражителей. Во время абсолютной рефрактерности клетка

отвечает только на сверхсильные раздражители, а в фазу супернормальности – на любой, даже подпороговый, раздражитель.

Действие постоянного тока на возбудимые ткани

Генерацию потенциала действия в естественных условиях вызывают местные токи, возникающие между возбужденными и покоящимися участками клеточной мембраны. В связи с этим электрический ток рассматривается как адекватный раздражитель для возбудимых мембран и используется в экспериментах для изучения закономерностей возникновения потенциалов действия. Механизм раздражающего действия тока при всех видах стимулов в принципе одинаков, но наиболее отчетливо он выявляется при использовании постоянного тока.

Полярный закон раздражения заключается в следующем: при раздражении нерва или мышцы постоянным током возбуждение возникает в момент замыкания постоянного тока только под катодом, а в момент размыкания – только под анодом. Этот закон сформулирован немецким физиологом Э. Пфлюгером в 1859 г. Доказывается он следующим образом: умерщвляют участок нерва под одним из электродов, а второй электрод ставят на неповрежденный участок. Если с неповрежденным участком связан катод, то возбуждение возникает в момент замыкания тока, а если анод – то при размыкании. Порог раздражения при размыкании, когда возбуждение возникает под анодом, значительно выше, чем при замыкании, когда возбуждение возникает под катодом. Это объясняется тем, что при приложении к ткани анода происходит гиперполяризация мембраны, а при приложении катода – ее деполяризация. Потенциал действия возникает в тот момент, когда деполяризация мембраны достигает критического уровня. Этот критический уровень деполяризации не зависит от характера применяемого стимула, а определяется только свойствами мембраны.

Скорость, с которой происходит деполяризация, зависит также от силы раздражающего тока. При слабой силе тока деполяризация развивается медленно, поэтому для возникновения потенциала действия стимул должен быть более длительным. В случае раздражающего тока большей силы растет

скорость деполяризации и, соответственно, уменьшается минимальное время, необходимое для возникновения возбуждения.

Закон силы – длительности проявляется в том, что пороговая сила любого стимула находится в обратной зависимости от его длительности. Это было изучено Я. Гоарвегом (1892), О. Вейссом (1901) и Л. Лапиком (1909). Ток ниже определенной критической величины, сколько бы долго ни действовал, не вызывает возбуждения. Минимальная сила тока, способная вызвать возбуждение, названа Л. Лапиком *реобазой*. Наименьший отрезок времени, в течение которого должен действовать ток величиной в одну реобазу, называется *полезным временем*. Усиление тока приводит к уменьшению минимального времени раздражения. Но это не беспредельно. При кратковременных раздражениях возбуждения не возникает, какой бы силы ток ни был. Поэтому кроме полезного времени введено понятие *хронаксии*. Это время, в течение которого должен действовать ток удвоенной реобазы, чтобы вызвать возбуждение.

Явление аккомодации состоит в том, что пороговая сила раздражителя увеличивается при уменьшении крутизны его нарастания, а при некоторой минимальной крутизне ответы на раздражение исчезают. В основе аккомодации лежит инактивация натриевой и активация калиевой проницаемости во время медленно нарастающей деполяризации.

Условием возникновения потенциала действия является критическая деполяризация мембраны. Но при длительной деполяризации развиваются процессы, повышающие критический уровень. Такими процессами являются инактивация натриевых и активация калиевых каналов. Снижение возбудимости нервного волокна при длительной и сильной деполяризации мембраны впервые было описано русским физиологом Б.Ф. Вериго (1889) и получило название *катодической депрессии*. Это явление лежит в основе действия на нервные клетки некоторых медиаторов и в основе пресинаптического торможения, имеющего место в центральной нервной системе.

Тестовые задания

1. Разность электрических потенциалов в покое между наружной и внутренней поверхностями мембраны клетки в покое называется:
а) мембранным потенциалом покоя;
б) рецепторным потенциалом;

в) потенциалом действия;
г) возбуждающим постсинаптическим потенциалом.

2. Вызванный потенциал – это:
а) быстрое изменение мембранного потенциала возбудимых клеток во время их возбуждения;
б) разность потенциалов между неповрежденной и поврежденной поверхностями живых возбудимых тканей;
в) потенциал действия нейрона, возникающий в ответ на возбуждение рецептора, несущего информацию к этому нейрону;
г) изменение мембранного потенциала вторично чувствующих рецепторных клеток во время их возбуждения.

3. Деполяризация – это:
а) уменьшение мембранного потенциала до нуля;
б) изменение заряда клетки на противоположный;
в) увеличение мембранного потенциала;
г) восстановление исходного заряда клетки.

4. Инверсия – это:
а) исчезновение заряда клетки;
б) увеличение мембранного потенциала и постепенное возвращение к исходной величине;
в) изменение заряда клетки на противоположный;
г) восстановление исходного заряда клетки.

5. Фаза экзальтации – это:
а) период повышенной возбудимости клетки;
б) период восстановления возбудимости клетки;
в) полная невозбудимость клетки;
г) кратковременное повышение возбудимости клетки.

6. Стимулирующее действие постоянного тока зависит не только от абсолютной величины силы тока, но и от скорости нарастания тока во времени. Это закон:
а) силы;
б) силы – времени;
в) раздражения;
г) «все или ничего».

7. Восстановление исходного заряда клетки называется:
а) деполяризацией;
б) инверсией;
в) следовой гиперполяризацией;
г) реполяризацией.

8. Ко вторичному транспорту относятся:
а) экзоцитоз;
б) трансцитоз;
в) эндоцитоз;
г) диффузия.

9. Процесс транспорта веществ в клетку называется:
а) экзоцитозом;
б) трансцитозом;

в) эндоцитозом;
г) диффузией.

10. Концентрация ионов K^+ во внутреннем растворе:
а) меньше, чем в наружном растворе, в 30 раз;
б) больше, чем в наружном растворе, в 10 раз;
в) больше, чем в наружном растворе, в 30 раз;
г) меньше, чем в наружном растворе, в 10 раз.

11. Следовая гиперполяризация – это:
а) исчезновение заряда клетки;
б) увеличение мембранного потенциала и постепенное возвращение к исходной величине;
в) изменение заряда клетки на противоположный;
г) восстановление исходного заряда клетки.

12. Быстрое изменение мембранного потенциала клеток во время их возбуждения называется:
а) потенциалом повреждения;
б) мембранным потенциалом;
в) вызванным потенциалом;
г) потенциалом действия.

13. Полная невозбудимость клетки, соответствующая пику потенциала действия, называется:
а) абсолютной рефрактерной фазой;
б) фазой экзальтации;
в) относительной рефрактерной фазой;
г) реполяризацией.

14. По закону «все или ничего» сокращается(ются):
а) скелетная мышца;
б) двигательные нервные волокна;
в) сердечная мышца и одиночное мышечное волокно;
г) все вышеперечисленное.

15. Скорость проведения потенциала действия по нервному волокну зависит:
а) от длины нервного волокна;
б) от диаметра нервного волокна;
в) от обменных процессов в нервной клетке;
г) от количества синапсов.

16. Способность живых клеток под влиянием факторов внешней и внутренней среды переходить из состояния физиологического покоя в состояние активности, называется:
а) возбудимостью;
б) раздражимостью;
в) раздражением;
г) возбуждением.

17. Процесс воздействия на живую ткань раздражителей называется:
а) возбудимостью;
б) раздражимостью;

в) раздражением;
г) возбуждением.

18. Способность живых тканей отвечать на действие раздражителей генерированием специализированных форм электрического потенциала называется:
а) возбудимостью;
б) раздражимостью;
в) раздражением;
г) возбуждением.

19. В физиологии человека и животных термин «возбудимая ткань» применяется по отношению:
а) к нервной ткани;
б) к мышечной ткани;
в) к секреторной ткани;
г) все вышеперечисленное.

20. Проявлениями возбуждения являются:
а) сокращение мышечного волокна, выделение секрета и передача нервного импульса;
б) порог силы, порог времени и минимальный градиент раздражения;
в) локальный ответ, потенциал действия, постсинаптические потенциалы;
г) порог силы, порог времени, минимальный градиент раздражения, локальный ответ, потенциал действия, постсинаптические потенциалы.

21. По локализации субстрата раздражители делятся:
а) на адекватные, неадекватные;
б) на биологические, физические, химические;
в) на пороговые, надпороговые и подпороговые;
г) на интерораздражители, экстерораздражители и проприораздражители.

22. Трансмембранная разность потенциалов, существующая между цитоплазмой и межклеточной жидкостью, называется:
а) потенциалом покоя;
б) потенциалом действия;
в) электротоническим потенциалом;
г) лабильностью.

23. В состоянии физиологического покоя клетки ее внутренний потенциал по отношению к наружному, условно принимаемому за нуль:
а) положителен;
б) отрицателен;
в) нейтрален;
г) равен нулю.

24. В состоянии физиологического покоя мембрана нервной клетки хорошо проницаема для ионов:
а) Na^+;

б) K^+;
в) Na^+ и K^+;
г) Cl^-.

25. На внутренней поверхности мембраны клетки в состоянии физиологического покоя:
а) концентрация ионов K^+ выше концентрации ионов Na^+;
б) концентрация ионов K^+ равна концентрации ионов Na^+;
в) концентрация ионов K^+ ниже концентрации ионов Na^+;
г) суммарная концентрация ионов K^+ и Na^+ выше суммарной концентрации анионов.

26. Биоэлектрическая реакция, наблюдающаяся во время действия раздражителя, величина которого меньше либо равна половине величины порогового раздражителя, называется:
а) мембранным потенциалом;
б) электротоническим потенциалом;
в) локальным ответом;
г) потенциалом действия.

27. Быстрое колебание потенциала покоя, наблюдающееся при возбуждении клеток, называется:
а) мембранным потенциалом;
б) электротоническим потенциалом;
в) локальным ответом;
г) потенциалом действия.

28. При действии на возбудимую клетку раздражителя проницаемость ее мембраны для ионов Na^+:
а) понижается;
б) повышается;
в) становится равной проницаемости для ионов K^+;
г) становится невозможной.

29. Определите правильную последовательность фаз потенциала действия:
а) деполяризация, пик, реполяризация;
б) реполяризация, пик, деполяризация;
в) относительная рефрактерность, пик, абсолютная рефрактерность;
г) абсолютная рефрактерность, пик, относительная рефрактерность.

30. При следовой деполяризации внутренний заряд мембраны по сравнению с потенциалом покоя:
а) менее отрицателен;
б) более отрицателен;
в) положителен;
г) не изменяется.

31. При следовой гиперполяризации внутренний заряд мембраны по сравнению с потенциалом покоя:
а) менее отрицателен;
б) более отрицателен;
в) положителен;
г) не изменяется.

32. Период относительной рефрактерности характеризуется:
а) повышением возбудимости мембраны клетки;
б) понижением возбудимости мембраны клетки;
в) утратой мембраной клетки способности к возбуждению;
г) сверхвысокой возбудимостью мембраны клетки.

33. Период абсолютной рефрактерности характеризуется:
а) повышением возбудимости мембраны клетки;
б) понижением возбудимости мембраны клетки;
в) утратой мембраной клетки способности к возбуждению;
г) сверхвысокой возбудимостью мембраны клетки.

34. Период абсолютной рефрактерности совпадает с фазой:
а) деполяризации мембраны;
б) пика потенциала действия;
в) реполяризации мембраны;
г) следовых потенциалов.

35. Формулировка закона силы раздражения:
а) чем сильнее раздражение, тем сильнее до определенного предела ответная реакция ткани;
б) пороговая сила раздражителя в определенных пределах находится в обратной зависимости от его длительности;
в) чем больше время действия раздражителя, тем сильнее до определенного предела ответная реакция ткани;
г) пороговая сила раздражителя повышается при уменьшении скорости нарастания стимула.

36. Формулировка закона длительности раздражения:
а) чем сильнее раздражение, тем сильнее до определенного предела ответная реакция ткани;
б) пороговая сила раздражителя в определенных пределах находится в обратной зависимости от его длительности;
в) чем больше время действия раздражителя, тем сильнее до определенного предела ответная реакция ткани;
г) пороговая сила раздражителя повышается при уменьшении скорости нарастания стимула.

37. Формулировка закона градиента (аккомодации):
а) чем сильнее раздражение, тем сильнее до определенного предела ответная реакция ткани;
б) пороговая сила раздражителя в определенных пределах находится в обратной зависимости от его длительности;
в) чем больше время действия раздражителя, тем сильнее до определенного предела ответная реакция ткани;
г) пороговая сила раздражителя повышается при уменьшении скорости нарастания стимула.

38. Формулировка закона силы – времени:
а) чем сильнее раздражение, тем сильнее до определенного предела ответная реакция ткани;
б) пороговая сила раздражителя в определенных пределах находится в обратной зависимости от его длительности;

в) чем больше время действия раздражителя, тем сильнее до определенного предела ответная реакция ткани;
г) пороговая сила раздражителя повышается при уменьшении скорости нарастания стимула.

39. На кривой «силы – времени», иллюстрирующей одноименный закон, отмечается реобаза, представляющая собой:
а) силу раздражителя, вдвое большую пороговой величины;
б) минимальную силу постоянного тока, способную вызвать возбуждение, т.е. порог раздражения;
в) наименьшее время, в течение которого должен действовать пороговый раздражитель;
г) время, в течение которого должен действовать ток, сила которого вдвое большей пороговой, чтобы вызвать возбуждение.

40. На кривой «силы – времени», иллюстрирующей одноименный закон, отмечается хронаксия, представляющая собой:
а) минимальную силу постоянного тока, способную вызвать возбуждение, т.е. порог раздражения;
б) силу раздражителя, вдвое большую пороговой величины;
в) наименьшее время, в течение которого должен действовать пороговый раздражитель;
г) время, в течение которого должен действовать ток, сила которого вдвое большей пороговой, чтобы вызвать возбуждение.

Глава 8. ФИЗИОЛОГИЯ СИНАПСОВ. НЕРВНЫЙ ЦЕНТР

Общая физиология синапса

Термины *синапс* и *синаптическая передача* были введены в физиологию Ч. Шеррингтоном в 1897 г. Исследуя деятельность ЦНС, он предположил, что между собой нейроны сообщаются с помощью специального синаптического механизма.

Синапс – это морфофункциональное образование ЦНС, которое обеспечивает передачу сигнала с нейрона на другой нейрон или с нейрона на эффекторную клетку (рис. 26). Все синапсы ЦНС можно классифицировать следующим образом.

► По *локализации*: центральные (головной и спинной мозг) и периферические (нервно-мышечный, нейросекреторный, синапс вегетативной нервной системы). Центральные синапсы можно, в свою очередь, разделить на аксо-аксональные,

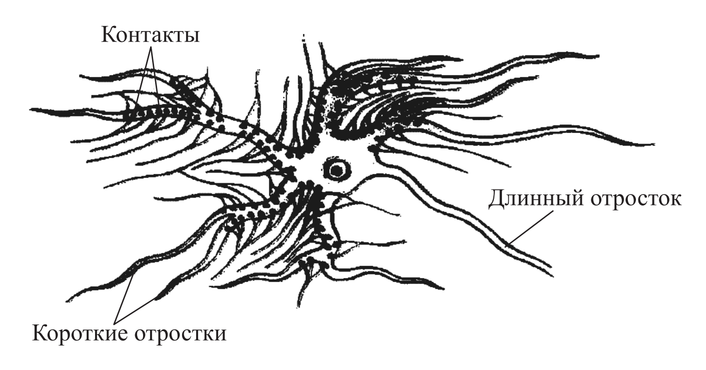

Рис. 26. Расположение контактов на нейроне

аксодендритические, аксо-соматические, дендро-дендритические, дендросоматические и т.п.

▶ По *развитию в онтогенезе*: стабильные (например, синапсы дуг безусловного рефлекса) и динамичные, появляющиеся в процессе индивидуального развития.

▶ По *конечному эффекту*: тормозные и возбуждающие.

▶ По *механизму передачи сигнала*: электрические, химические, смешанные.

Химические синапсы можно классифицировать:

• по форме контакта – терминальные (колбообразные соединения) и проходящие (варикозные расширения аксона);

• природе медиатора – холинергические (ацетилхолин), адренергические (норадреналин, адреналин), дофаминергические (дофамин), серотонинергические (серотонин), ГАМК-ергические (гамма-аминомасляная кислота), глицинергические (глицин), глютаматергические (глютамат), пептидергические (пептиды), пуринергические (АТФ), азотергические (оксид азота NO) и др.

Электрические синапсы локализованы в стволе мозга. С точки зрения морфологии электрический синапс представляет собой щелевидное образование с ионными мостиками-каналами между двумя контактирующими клетками. Петли тока при наличии потенциала действия почти беспрепятственно проходят через такой щелевидный контакт и генерируют ПД в соседней клетке. В целом, синапсы обеспечивают очень быструю передачу возбуждения. Но в то же время такие синапсы обладают двусторонней проводимостью. Кроме того, с их помощью нельзя вызвать торможение эффекторной клетки.

Аналогом электрического синапса в гладких мышцах и в сердечной мышце являются щелевые контакты типа нексуса.

Химические синапсы представляют собой окончания аксона (терминальные синапсы) или его варикозную часть (проходящие синапсы). Химический синапс состоит из трех компонентов: пресинаптической части, постсинаптической части и синаптической щели (рис. 27).

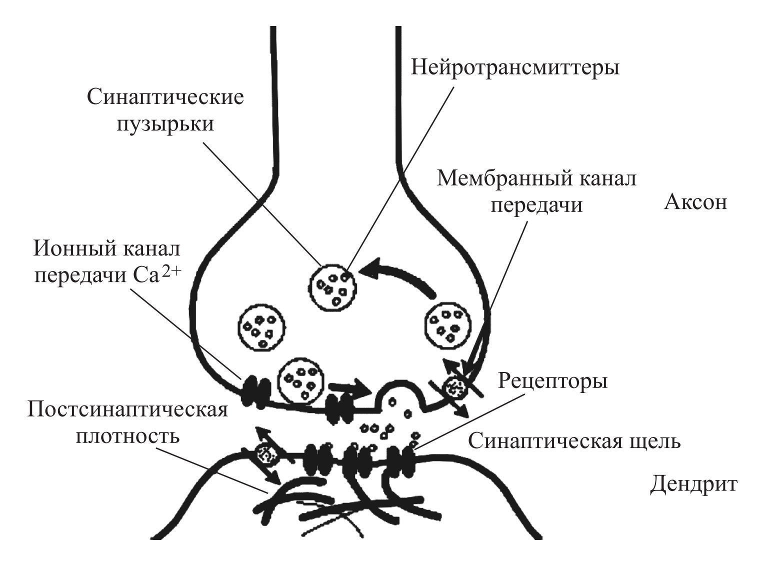

Рис. 27. Строение химического синапса

В *пресинаптической части* содержится медиатор, который под влиянием нервного импульса выделяется в синаптическую щель и, связываясь с рецепторами в постсинаптической части, вызывает ряд физиологических эффектов, в том числе изменение ионной проницаемости постсинаптической мембраны, что приводит к ее деполяризации (в возбуждающих синапсах) или гиперполяризации (в тормозных синапсах).

Пресинаптическая часть представляет собой расширенную конечную часть аксона. В ней содержатся митохондрии, агранулярная эндоплазматическая сеть, нейрофиламенты, нейротрубочки и синаптические пузырьки диаметром 20–65 нм, в которых находится нейромедиатор.

Постсинаптическая часть представлена постсинаптической мембраной, содержащей синаптические рецепторы (мем-

бранные рецепторы), связывающиеся с нейромедиатором. Мембрана утолщена за счет скопления под ней плотного филаментозного белкового материала.

Ширина *синаптической щели* варьирует от 20–30 до 50 нм.

Любой химический синапс, независимо от природы медиатора и хеморецептора, активируется под влиянием потенциала действия, распространяющегося к пресинапсу от тела нейрона. Под влиянием потенциала действия происходит деполяризация пресинаптической мембраны, что повышает проницаемость кальциевых каналов пресинаптической мембраны и приводит к увеличению входа в пресинапс ионов Ca^{2+}. В ответ на это происходит высвобождение из пресинапса 100–200 порций (квантов) медиатора, что осуществляется путем экзоцитоза. Выйдя в синаптическую щель, медиатор взаимодействует со специфическими рецепторами постсинаптической мембраны. Активированные медиатором рецепторы непосредственно регулируют проницаемость ионных каналов постсинаптической мембраны. Взаимодействие медиатора с постсинаптическими рецепторами изменяет ионную проницаемость. В синапсах, в которых осуществляется возбуждение постсинаптической структуры, обычно происходит повышение проницаемости для ионов Na^{+} или Ca^{2+}, что вызывает деполяризацию постсинаптической мембраны. Эта деполяризация получила название возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП). Если его величина достигает критического уровня деполяризации, то во внесинаптических областях генерируется ПД. В тормозных синапсах в результате взаимодействия медиатора с рецепторами, наоборот, происходит гиперполяризация (за счет, например, увеличения проницаемости для ионов K^{+} и Cl^{-}). Этот вид изменения мембранного потенциала получил название тормозного постсинаптического потенциала (ТПСП). В гиперполяризованном состоянии клетка снижает свою возбудимость и благодаря этому прекращает отвечать на внешние раздражители или уменьшает спонтанную активность.

Одновременно выделившийся в синаптическую щель медиатор может взаимодействовать с рецепторами, расположенными на пресинаптической мембране. Таким способом регулируется интенсивность последующего высвобождения медиатора, т.е. процесс экзоцитоза. Это получило название антидромного эффекта или явления обратной связи.

После каждого цикла проведения нервного импульса медиатор разрушается с участием специфического фермента и подвергается удалению. Одновременно происходит обратный захват медиатора или продуктов его расщепления в пресинаптическую либо в постсинаптическую структуру.

Синтез медиатора совершается в пресинаптическом элементе, куда из крови или спинномозговой жидкости попадают исходные продукты (предшественники медиаторов) и ферменты, необходимые для его синтеза. Ферменты образуются в соме нейрона и по аксону, примерно со скоростью 6 мм/сут, транспортируются в пресинаптическое окончание аксона, где используются в процессе синтеза медиатора. Угнетение активности этих ферментов фармакологическим путем может привести к истощению запасов медиатора в синапсе и снижению его функциональной способности. Затем образовавшийся медиатор путем активного транспорта вводится в синаптические везикулы.

Синтез нейропептидов происходит подобно синтезу пептидных гормонов. Первоначально крупные аминокислотные последовательности образуются на рибосомах и помещаются в эндоплазматический ретикулум. В цистернах аппарата Гольджи осуществляется протеолитический процесс расщепления крупных полипептидов на фрагменты с образованием активных пептидов, которые включаются в отпочковавшиеся крупные везикулы. Разные пептидные фрагменты могут оказаться в различных везикулах, которые транспортируются в нервные окончания нейрона. Синтез и упаковка в везикулы классических медиаторов и нейропептидов в нейроне происходят параллельно. Поэтому из его нервных окончаний освобождаются несколько различных медиаторов.

В основе освобождения медиатора из синапса лежит процесс экзоцитоза, который представляет собой разновидность активного транспорта, предназначенного в живых системах для выделения в окружающую среду гормонов, медиаторов, модуляторов и других веществ.

В роли медиатора выступают десятки и даже сотни химических веществ. Для того чтобы назвать вещество медиатором, используют следующие критерии:

- вещество выделяется из клетки при ее активации;
- в клетке имеются ферменты для синтеза данного вещества;
- в соседних клетках имеются белки-рецепторы, активируемые данным медиатором;

• фармакологический (экзогенный) аналог имитирует действие медиатора.

Наряду с медиаторами в синапсе есть модуляторы, т.е. вещества, которые прямо не участвуют в процессе передачи сигнала от нейрона к нейрону, но могут, однако, этот процесс существенно усиливать или ослаблять.

Локализация медиаторов и соответствующих нейронов в ЦНС

В разных отделах ЦНС расположены нейроны, синтезирующие различные медиаторы.

Ацетилхолин является медиатором α-мотонейронов спинного мозга и ствола мозга, нейронов коры больших полушарий, ретикулярной формации мозга, преганглионарных нейронов вегетативной нервной системы, ганглионарных нейронов парасимпатической нервной системы, а также нейронов сетчатки.

Дофамин – медиатор нейронов, сконцентрированных в среднем мозге (черная субстанция, покрышка мозга), гипоталамусе, симпатических ганглиях и сетчатке. Аксоны дофаминергических нейронов достигают нейронов базальных ганглиев, лимбической системы, коры больших полушарий.

Норадреналин – медиатор нейронов, локализованных в голубом пятне ствола мозга, а также ганглионарных нейронов симпатической нервной системы.

Серотонин – медиатор серотонинергических нейронов, локализованных, главным образом, в ядрах шва ствола мозга и сетчатке.

Гистамин – медиатор нейронов сосцевидных телец гипоталамуса. Аксоны гистаминергических нейронов проецируются в кору мозга, таламус, базальные ганглии, мозжечок, спинной мозг.

Глютамат – медиатор возбуждающих нейронов, локализованных в различных отделах коры больших полушарий, таламусе, базальных ганглиях, мозжечке, гипоталамусе, стволе мозга, спинном мозге, а также сетчатке.

Глицин – медиатор тормозных нейронов, расположенных в спинном мозге и сетчатке.

Гамма-аминомасляная кислота (*ГАМК*) – медиатор тормозных нейронов коры мозга, мозжечка, ствола мозга, спинного мозга и сетчатки.

Аденозинтрифосфорная кислота (*АТФ*) – медиатор возбуждающих нейронов уздечки головного мозга, спинного мозга, афферентных нейронов, а также симпатических нейронов.

В последние годы в ЦНС выявлено большое число нейроактивных пептидов. Так же как и медиаторы, пептиды идентифицируются как нейроактивные вещества.

Принцип Дейла. Английский нейрофизиолог Дж. Дейл, работавший в 1930–1950 гг., сформулировал принцип «один нейрон – один медиатор». Он полагал, что каждый нейрон выделяет один и тот же медиатор из всех своих нервных окончаний. Доказательством служили данные о том, что медиатор ацетилхолин выделяется как из окончаний длинного аксона, который α-мотонейрон посылает к скелетной мышце, так и из короткого ответвления, которое, не покидая спинного мозга, активирует клетку Реншоу. Однако уже в 1960–1980 гг. было показано, что выделение многих классических медиаторов (ацетилхолина, норадреналина, ГАМК) сопровождается одновременным высвобождением веществ – комедиаторов (нейропептидов). Например, в парасимпатических окончаниях одновременно с ацетилхолином выделяется вазоактивный интестинальный пептид. При этом медиатор обычно оказывает быстрое действие, а комедиатор – медленное или даже только модулирующее. Было предложено видоизменить правило Дейла: «Один нейрон – один быстрый медиатор».

Анализ тормозной передачи в спинном мозге вскоре заставил пересмотреть и это положение. Оказалось, что в большинстве тормозных синапсов спинного мозга одновременно из одного нейрона выделяются две быстрые тормозные аминокислоты – ГАМК и глицин. Новая редакция принципа Дейла стала звучать так: «Один нейрон – один быстрый синаптический эффект». В 1999 г. были получены данные о том, что в спинном мозге из одного нейрона может выделяться быстрый тормозной медиатор (ГАМК) и быстрый возбуждающий медиатор (АТФ). Следовательно, можно полагать, что число и вид медиаторов, а также комедиаторов и модуляторов в синапсе может быть различным.

Нарушение продукции медиатора – достаточно распространенное явление среди людей. При этом основные симптомы, наблюдаемые в условиях дефицита медиатора, определяются его функцией. Так, при нарушении синтеза ацетилхолина развивается миастения и старческая деменция (болезнь Альцгеймера). Нарушение продукции дофамина вызывает развитие

болезни Паркинсона и шизофрении. При нарушении продукции норадреналина и серотонина наблюдаются депрессии, галлюцинации, нарушения сна. Снижение выработки гистамина вызывает вегетативные нарушения; глютамата – эпилепсию, моторные нарушения, нарушения памяти, дегенеративные нарушения; глицина – судорожный синдром; ГАМК – хорею, судорожный синдром, депрессию; АТФ – нарушение болевой чувствительности, сосудистые расстройства; аденозина – судорожные состояния.

Свойства химических синапсов

Механизм функционирования химических синапсов обеспечивает реализацию ряда свойств, характерных для ЦНС.

▶ Односторонняя проводимость – одно из важнейших свойств химического синапса. Морфологическая и функциональная асимметрия синапса является предпосылкой для существования односторонней проводимости.

▶ Синаптическая задержка требуется для того, чтобы в ответ на генерацию ПД в области пресинапса выделился медиатор и произошло изменение постсинаптического потенциала. В среднем ее продолжительность составляет 0,2–0,5 мс. Это очень короткий промежуток времени, но когда речь идет о рефлекторных дугах (нейронных сетях), состоящих из множества нейронов и синаптических связей, это латентное время суммируется и превращается в ощутимую величину, достигающую 300–500 мс. В ситуациях, встречающихся на автомобильных дорогах, это время оборачивается трагедией для водителя или пешехода.

▶ Благодаря синаптическому процессу нервная клетка, управляющая данным постсинаптическим элементом (эффектором), может оказывать возбуждающее или, наоборот, тормозное воздействие.

▶ В синапсах существует явление отрицательной обратной связи – антидромный эффект. Выделяемый в синаптическую щель медиатор может регулировать выделение следующей порции медиатора из этого же пресинаптического элемента путем воздействия на специфические рецепторы пресинаптической мембраны.

▶ Эффективность передачи в синапсе зависит от интервала следования сигналов через него. Если этот интервал умень-

шать (учащать подачу импульса по аксону), то на каждый последующий ПД ответ постсинаптической мембраны будет возрастать. Это явление облегчает передачу в синапсе, усиливает ответ постсинаптического элемента на очередной раздражитель; оно получило название *облегчение* или *потенциация*. В основе его лежит накопление кальция внутри пресинапса.

Если частота следования сигнала через синапс очень большая, то из-за того, что медиатор не успевает разрушиться или удалиться из синаптической щели, возникает стойкая деполяризация или катодическая депрессия – снижение эффективности синаптической передачи. Это явление называется *депрессией*.

Если через синапс проходит много импульсов, то в конечном итоге постсинаптическая мембрана может уменьшить ответ на выделение очередной порции медиатора. Это явление называется *десенситизацией* – утратой чувствительности. В определенной мере десенситизация похожа на процесс рефрактерности.

Синапсы подвержены процессу утомления. В основе утомления, т.е. временного падения функциональных возможностей синапса, лежат такие процессы, как истощение запасов медиатора, затруднение выделения медиатора и десенситизация постсинаптических рецепторов. С этой точки зрения утомление в синапсах можно рассматривать как интегральный показатель их функционирования.

Свойства нервных центров

Нервный центр – совокупность структур ЦНС, координированная деятельность которых обеспечивает регуляцию отдельных функций организма или определенный рефлекторный акт. Нервные центры имеют ряд общих свойств, что во многом определяется структурой и функцией синаптических образований.

▶ *Одностороннее проведение возбуждения.* В ЦНС (в ее нервных центрах, внутри рефлекторной дуги и нейронных цепей) возбуждение идет в одном направлении – от пресинаптической мембраны к постсинаптической, т.е. вдоль рефлекторной дуги от афферентного нейрона к эфферентному. Это связано со свойствами синапсов: для химических – с выработкой медиаторов в пресинаптической части синапса, диффузи-

ей их через синаптическую щель к хеморецепторам постсинаптической мембраны, а для большинства электрических синапсов – с полупроводниковыми свойствами их синаптических мембран. Это организует деятельность ЦНС и является одним из принципов ее координационной деятельности.

▶ *Замедление проведения возбуждения в нервных центрах.* Это явление получило название *центральной задержки*. Она обусловлена медленным проведением нервных импульсов через синапсы, так как затрачивается время на выделение медиатора из пресинаптических везикул, трансфузию его через синаптическую щель к постсинаптической мембране и генерацию возбуждающего постсинаптического потенциала. При этом истинная синаптическая задержка (до начала генерации ВПСП) составляет 0,5 мс, а вместе со временем генерации ВПСП она достигает 1,5–2,5 мс.

▶ *Суммация возбуждения и суммация торможения.* Принято выделять два вида суммации – временну́ю и пространственную.

Временна́я, или *последовательная*, *суммация* проявляется в том, что в области постсинаптической мембраны происходит суммация следов возбуждения во времени.

Пространственная суммация возбуждения проявляется в суммировании на аксонном холмике нейрона постсинаптических потенциалов, которые возникают одновременно в различных точках этого нейрона в ответ на приходящие от других нейронов потенциалы действия.

В ЦНС имеет место сочетание двух видов суммации возбуждения.

▶ *Явление окклюзии.* Это явление было открыто Ч. Шеррингтоном. Оно отражает эффект взаимодействия двух импульсных потоков, при котором имеет место взаимное угнетение рефлекторных реакций: суммарная ответная реакция (рефлекс), вызываемая одновременным воздействием двух потоков, меньше, чем сумма двух реакций, возникающих при действии каждого из этих двух потоков в отдельности. Согласно Ч. Шеррингтону, явление окклюзии объясняется перекрытием синаптических полей, образуемых афферентными звеньями двух взаимодействующих рефлексов. Ч. Шеррингтон считал, что явление окклюзии, или закупорки, отражает характерный для ЦНС принцип конвергенции – схождения афферентных путей на одном теле эфферентного нейрона. Явление окклюзии используют в физиологических экспериментах

для определения общего звена для двух путей распространения импульсов. Если имеется общее звено, то одновременное раздражение двух путей с максимальной интенсивностью вызывает ответ меньшей интенсивности, чем сумма ответов, получаемых при раздельном раздражении этих путей стимулами той же интенсивности.

▶ *Явление облегчения.* Проявляется в том, что при совместном раздражении рецептивных полей двух рефлексов наблюдается усиление реакций организма на действие двух раздражителей одновременно. Следовательно, суммарная реакция выше суммы реакции при изолированном раздражении каждого из этих рецептивных полей. Явление облегчения объясняется тем, что часть общих для обоих рефлексов нейронов возбуждается лишь при совместном действии двух потоков импульсов, в то время как при изолированном действии эти нейроны в силу низкой возбудимости не активируются. Подобно явлению окклюзии, явление облегчения демонстрирует наличие конвергентных процессов в ЦНС.

▶ *Трансформация ритма возбуждения* заключается в способности нейрона изменять ритм приходящих импульсов. Особенно четко проявляется свойство трансформации ритма при раздражении афферентного волокна одиночными импульсами. На такой импульс нейрон отвечает пачкой импульсов. Трансформация ритма возбуждения может происходить за счет возникновения длительного ВПСП, на фоне которого генерируется подряд несколько спайков или за счет следовых колебаний мембранного потенциала, которые могут возникнуть в ответ на приходящий импульс. Если величина этих колебаний всякий раз достигает критического уровня деполяризации, то каждому такому колебанию будет соответствовать возникновение вторичного ПД.

▶ *Последействие*. Реакция нейрона на приходящий к нему импульс продолжается длительное время. В основе этого эффекта лежат два механизма. Первый связан с наличием длительного ВПСП, возникающего в ответ на приходящий к нейрону импульс. Это явление называется *фасилитацией* (*облегчением*). Второй механизм связан с наличием в ЦНС своеобразных «ловушек возбуждения», по которым происходит длительная (в течение нескольких минут или нескольких часов) циркуляция потока импульсов. Итальянский исследователь Лоренто де Но, обнаруживший это явление еще в 1938 г., назвал его реверберацией нервных импульсов или циркум-

дукцией. Он полагал, что на небольшом участке нервных цепей создаются условия для непрерывного кольцевого движения импульсов от одного нейрона ко второму, от него – к третьему, а затем вновь к первому нейрону. Внешним выражением непрерывной циркуляции и является длительное последействие. Явление реверберации играет важную роль в деятельности ЦНС. Механизм консолидации, т.е. перевод информации из кратковременной памяти в долговременную, происходит с участием механизма реверберации.

▶ *Высокая утомляемость нервных центров*. Это свойство характерно для нейронных цепей, в том числе для рефлекторных дуг. С одной стороны, оно проявляется в том, что в нейронных цепях, как и в других системах, может развиваться утомление, которое проявляется в постепенном снижении рефлекторного ответа при продолжительном раздражении афферентных нейронов. С другой стороны, для объединений нервных центров характерна высокая скорость развития утомления. Развитие утомления является результатом нарушения передачи возбуждения в межнейронных синапсах. Это нарушение связано с тем, что при длительном возбуждении уменьшаются запасы медиатора в окончаниях аксонов, падает чувствительность к медиатору постсинаптической мембраны, понижаются энергетические ресурсы нервной клетки.

Помимо высокой утомляемости для нервных центров характерна также высокая чувствительность к гипоксии, т.е. низкому содержанию кислорода, и к ряду нейротропных веществ: нервным ядам, наркотикам, алкоголю, ганглиоблокаторам, антидепрессантам, психостимуляторам, транквилизаторам. Все эти факторы существенно нарушают деятельность отдельных нейронов, входящих в нервный центр, а также нарушают деятельность нейронного объединения в целом. В процессе эволюции были выработаны механизмы защиты, позволяющие создать стабильную среду для деятельности нейронов. Одним из них является ГЭБ, строго регулирующий транспорт различных веществ из крови в мозг.

▶ *Тонус нервных центров.* Для многих нервных центров характерна фоновая активность – генерация нервных импульсов с определенной частотой на протяжении длительного времени. Такая активность обусловлена постоянным возбуждением афферентного нейрона благодаря непрерывному раздражению сенсорных рецепторов. Например, тонус двигательных

центров поддерживается непрерывным потоком импульсов от проприорецепторов – чувствительных нервных окончаний, заложенных в самих мышцах. Слабое возбуждение от центров по эфферентным волокнам передается мышцам, которые всегда находятся в состоянии некоторого сокращения. Перерезка афферентных или эфферентных волокон приводит к потере мышечного тонуса. Тоническая активность характерна для многих центров, в том числе для центров, регулирующих деятельность сердца и сосудов. В целом, тонус нервных центров обеспечивает постоянную импульсацию к соответствующим периферическим системам, а также постоянное межцентральное взаимодействие.

▶ *Пластичность нервных центров.* Пластичность нервных центров – это их способность к перестройке функциональных свойств и функций под влиянием длительных внешних воздействий или при очаговых повреждениях мозга. Посттравматическая пластичность нейронных объединений выполняет компенсаторную (восстановительную) функцию, а пластичность, вызванная длительным афферентным раздражением, – приспособительную функцию. Например, для процесса обучения пластичность нейронных объединений является необходимым условием. В целом, благодаря свойству пластичности, нервный центр может существенно модифицировать течение рефлекторных реакций. И.П. Павлов считал кору больших полушарий высшим регулятором пластических перестроек в ЦНС. В настоящее время показано, что пластичностью обладают все нейроны ЦНС, но наиболее сложные формы пластичности характерны только для нейронов коры большого мозга. Пластичность нервных центров обеспечивает возможность обучения, в том числе возможность выработки условных рефлексов. Это означает, что пластичность нейронных объединений в конечном итоге обеспечивает адаптацию организма к различным внешним условиям.

Тестовые задания

1. Термин и понятие *синапс*, *синаптическая передача* были введены в физиологию:
а) И.М. Сеченовым;
б) Р. Декартом;
в) П.К. Анохиным;
г) Ч. Шеррингтоном.

2. Морфофункциональное образование нервной системы, обеспечивающее передачу возбуждения с нейрона на нейрон, называется:
а) нексусом;
б) медиатором;
в) терминалью;
г) синапсом.

3. По локализации различают синапсы:
а) стабильные и динамичные;
б) центральные и периферические;
в) тормозные (тормозящие) и возбуждающие;
г) электрические и химические.

4. По развитию в онтогенезе различают синапсы:
а) стабильные и динамичные;
б) центральные и периферические;
в) тормозные (тормозящие) и возбуждающие;
г) электрические и химические.

5. По механизму передачи сигнала различают синапсы:
а) стабильные и динамичные;
б) центральные и периферические;
в) тормозные (тормозящие) и возбуждающие;
г) электрические и химические.

6. По конечному эффекту различают синапсы:
а) стабильные и динамичные;
б) электрические и химические;
в) центральные и периферические;
г) тормозные (тормозящие) и возбуждающие.

7. Медиатором холинергических синапсов является:
а) АТФ;
б) ацетилхолин;
в) дофамин;
г) норадреналин.

8. Выделяемый в синаптическую щель медиатор может регулировать выделение следующей порции медиатора из этого же пресинаптического элемента. Это явление называется:
а) возбуждающим воздействием;
б) антидромным эффектом;
в) тормозным воздействием;
г) синаптической задержкой.

9. Медиатором пуринергических синапсов является:
а) АТФ;
б) ацетилхолин;
в) пептиды;
г) норадреналин.

10. Ацетилхолин является медиатором:
а) нейронов, сконцентрированных в среднем мозге;
б) медиатором возбуждающих нейронов, локализованных в различных отделах коры больших полушарий;

в) медиатором тормозных нейронов, расположенных в спинном мозге и сетчатке;
г) α-мотонейронов спинного мозга и ствола мозга.

11. Глицин является медиатором:
а) тормозных нейронов, расположенных в спинном мозге и сетчатке;
б) α-мотонейронов спинного мозга и ствола мозга;
в) нейронов, сконцентрированных в среднем мозге;
г) все вышеперечисленное.

12. Временное падение функциональных возможностей синапса называется:
а) десенситизацией;
б) утомлением;
в) облегчением;
г) синаптической задержкой.

13. Медиатором нейронов, сконцентрированных в среднем мозге, гипоталамусе, симпатических ганглиях и сетчатке, является:
а) глицин;
б) дофамин;
в) норадреналин;
г) гистамин.

14. Медиатором тормозных нейронов коры мозга, мозжечка, ствола мозга, спинного мозга (совместно с глицином) и сетчатки является:
а) ГАМК, глицин;
б) гистамин;
в) дофамин;
г) серотонин.

15. При нарушении продукции норадреналина и серотонина наблюдаются:
а) депрессии, галлюцинации, нарушения сна;
б) эпилепсия и моторные нарушения;
в) нарушение болевой чувствительности;
г) сосудистые расстройства.

16. Снижение выработки аденозина вызывает:
а) развитие болезни Паркинсона;
б) хорею и судорожный синдром;
в) сосудистые расстройства;
г) судорожные состояния.

17. Снижение выработки гистамина вызывает:
а) эпилепсию, моторные нарушения;
б) вегетативные нарушения;
в) нарушения памяти, дегенеративные нарушения;
г) все вышеперечисленное.

18. Снижение выработки ГАМК вызывает:
а) хорею, судорожный синдром, депрессию;
б) эпилепсию, моторные нарушения;

в) миастению и болезнь Альцгеймера;
г) сосудистые расстройства.

19. Нарушение продукции дофамина вызывает:
а) вегетативные нарушения;
б) развитие болезни Паркинсона и шизофрении;
в) сосудистые расстройства;
г) эпилепсию и моторные нарушения.

20. Свойство нервных центров изменять собственное функциональное назначение и расширять свои функциональные возможности получило название:
а) пластичности;
б) суммации возбуждений;
в) высокой утомляемости;
г) трансформации ритма возбуждений.

21. Электрические синапсы иначе называются:
а) нексусами;
б) эфапсами;
в) химусами;
г) везикулами.

22. Электрические синапсы характеризуются тем, что:
а) проводят возбуждение без синаптической задержки;
б) проводят возбуждение в двустороннем направлении;
в) в постсинаптической мембране возникает всегда только возбуждающий постсинаптический потенциал;
г) все вышеперечисленное.

23. Химические синапсы обладают таким свойством, как:
а) односторонняя проводимость;
б) наличие синаптической задержки;
в) возникновение в постсинаптической мембране тормозных и возбуждающих постсинаптических потенциалов;
г) все вышеперечисленное.

24. В основе утомления химического синапса лежит:
а) истощение запасов медиатора;
б) затруднение выделения медиатора;
в) уменьшение постсинаптической мембраной ответа на выделение очередной порции медиатора;
г) все вышеперечисленное.

25. Определите правильную последовательность отделов нервно-мышечного синапса:
а) пресинаптическое расширение, пресинаптическая мембрана, синаптическая щель, постсинаптическая мембрана;
б) пресинаптическое расширение, постсинаптическая мембрана, синаптическая щель, пресинаптическая мембрана;
в) концевая пластинка, синаптическая щель, постсинаптическая мембрана;
г) пресинаптическая мембрана, синаптическая щель, постсинаптическое расширение.

26. Синаптические пузырьки, содержащие медиатор, иначе называются:
а) квантами;
б) глобулами;
в) везикулами;
г) терминалями.

27. Синаптические пузырьки в синапсе находятся:
а) в пресинаптическом расширении;
б) в концевой пластинке;
в) в синаптической щели;
г) в везикулах.

Глава 9. УСЛОВНЫЕ И БЕЗУСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Идею о том, что организм, наделенный нервной системой, способен отвечать на действие внешних раздражителей по типу «кнопка–ответ», высказал французский философ и врач Р. Декарт (XVII в.). Термин *рефлекс* был введен И. Прохазкой (конец XVIII в.). Огромный вклад в разработку рефлекторной теории внесли выдающиеся российские физиологи – И.М. Сеченов, И.П. Павлов, А.А. Ухтомский, П.К. Анохин и ряд других ученых.

В своей знаменитой книге «Рефлексы головного мозга» И.М. Сеченов в 1863 г. утверждал, что все сознательное и бессознательное совершается по типу рефлекса (рефлекс-отражение). В этой же книге он обосновал идею о том, что рефлекторная деятельность происходит с участием тормозных процессов в ЦНС, существование которых он доказал экспериментально.

И.П. Павлов в начале XX в. сделал решающий шаг в понимании сущности рефлекторной деятельности нервной системы. Разделяя идею о рефлексе как основе деятельности ЦНС, И.П. Павлов выделил особый класс рефлексов, названный им «условными рефлексами». На протяжении более трех десятилетий он подробно изучал условные рефлексы и сформулировал важное положение о том, что в основе высшей нервной деятельности человека и животных лежат условные рефлексы, которые формируются на базе безусловных рефлексов за счет появления временных связей.

А.А. Ухтомский в 1923 г. создал учение о доминанте – одно из самых фундаментальных представлений, позволяющих понять принцип рефлекторной деятельности мозга.

В работах И.М. Сеченова, И.П. Павлова и А.А. Ухтомского были сформулированы и обоснованы базовые принципы рефлекторной теории, в том числе принцип детерминизма (причинности), анализа и синтеза, единства структуры и функции. Согласно им любой рефлекс возникает под влиянием определенной причины, т.е. он причинно обусловлен. Рефлекс представляет собой внешнее отражение процессов анализа и синтеза сенсорных сигналов, происходящих в соответствующих отделах спинного или головного мозга. Для формирования и реализации рефлекса необходимо наличие в нервной системе определенных структур, объединенных соответствующим образом друг с другом и имеющих необходимое функциональное состояние, обеспечивающее их взаимодействие.

Основы рефлекторной теории

В основе функциональной организации деятельности ЦНС лежит рефлекторный (отражательный) принцип – любые проявления работы мозга можно расценивать как ответы на те или иные внешние и внутренние воздействия. Существуют различные варианты определения термина «рефлекс».

Рефлекс (от лат. reflexus – повернутый назад, отраженный) – закономерная ответная реакция организма на действие раздражителя, возбуждающего сенсорные рецепторы, которая осуществляется при обязательном участии ЦНС. В настоящее время введено понятие «местный рефлекс», осуществляемый на уровне нервного сплетения.

Промежуток времени от приема информации от рецептора до ответной реакции составляет 1–5 с и называется *латентным периодом* или *временем рефлекса*. Оно складывается из многих факторов: восприятия раздражителя, проведения возбуждения по афферентному пути, передачи возбуждения на эфферентный нейрон, проведения возбуждения от эффектного нейрона к мышце, перехода возбуждения через нервно-мышечный синапс, инициации сокращения. При этом время, в течение которого происходит передача возбуждения в структурах ЦНС, получило название центрального времени рефлекса. Этот показатель отражает число синапсов, входящих в состав данной рефлекторной дуги.

Осуществление любого рефлекса – от простейшего отдергивания руки при ожоге до сложной сознательной деятельности человека – требует обязательного выполнения четырех основных операций: 1) приема информации от рецептора; 2) расшифровки этой информации и программирования адекватного ответа; 3) реализации ответа путем передачи сигнала к исполнительным органам (мышцам, железам); 4) контроля за правильностью осуществления программы. Последний этап замыкает круг непрерывной циркуляции нервных импульсов, формируя рефлекторное кольцо. При этом рецепторы воспринимают не только раздражения, но и ответ на них. Рецепторный контроль за ходом реализации запрограммированного ответа позволяет ЦНС своевременно зарегистрировать отклонения от намеченного плана и внести нужные поправки.

Структурной основой рефлекса является рефлекторная дуга, или рефлекторный путь. *Рефлекторная дуга* – это совокупность образований, необходимых для осуществления рефлекса. В случае безусловных рефлексов рефлекторная дуга формируется независимо от жизненного опыта индивидуума, т.е. ее становление генетически запрограммировано. Условнорефлекторный процесс требует создания новой рефлекторной дуги на базе дуги безусловного рефлекса. Генетически запрограммированная цепь нейронов является лишь компонентом вновь создаваемой цепи нейронов.

Элементарная рефлекторная дуга безусловного рефлекса состоит из пяти основных звеньев. Она начинается рецепторами, которые трансформируют энергию внешнего раздражения в энергию нервного импульса. Импульс с участием афферентного нейрона поступает в центральную нервную систему, где непосредственно или опосредованно (через вставочный нейрон) передается на эфферентный нейрон, аксон которого посылает команду в виде потенциала действия эффектору (мышечному волокну, секреторной клетке, другому нейрону).

В зависимости от сложности рефлекторной дуги (судят по величине центрального времени рефлекса) различают моно- и полисинаптические рефлекторные дуги.

Самая простая рефлекторная дуга – *моносинаптическая*. Она состоит из двух нейронов – афферентного и эфферентного. Обычно латентный период достигает в таком случае 50–100 мс, а центральное время рефлекса – 3,5 мс. Примером моносинаптического рефлекса являются спинальные рефлексы, возникающие в ответ на растяжение мышцы, например коленный рефлекс (рис. 28).

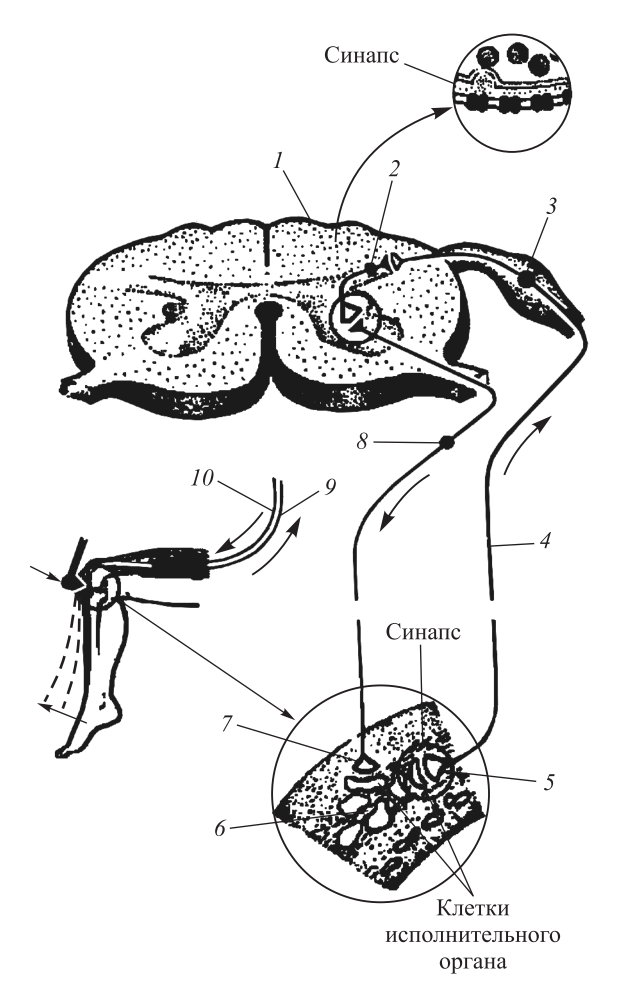

Рис. 28. Простая рефлекторная дуга:
1 – спинной мозг; *2* – промежуточный нейрон; *3* – чувствительный нейрон; *4* – отросток чувствительного нейрона; *5* – окончание чувствительного нейрона; *6* – ткань; *7* – окончание исполнительного нейрона в органе; *8* – исполнительный нейрон; *9* – чувствительное нервное волокно; *10* – исполнительное нервное волокно

Чаще дуга рефлекса представлена тремя и более последовательно соединенными нейронами – афферентным, вставочными и эфферентным. Их называют *полисинаптическими рефлексами*. Центральное время рефлекса у них больше –

3,5 мс. Все дуги условных рефлексов являются полисинаптическими, причем часть нейронов, входящих в состав их дуги, обязательно находится в коре большого мозга (рис. 29). Рефлекторных дуг в организме практически не существует, так как любой исполнительный орган после осуществления рефлекторной реакции посылает сигнал в ЦНС. Таким образом, рефлекторная дуга замыкается в рефлекторное кольцо.

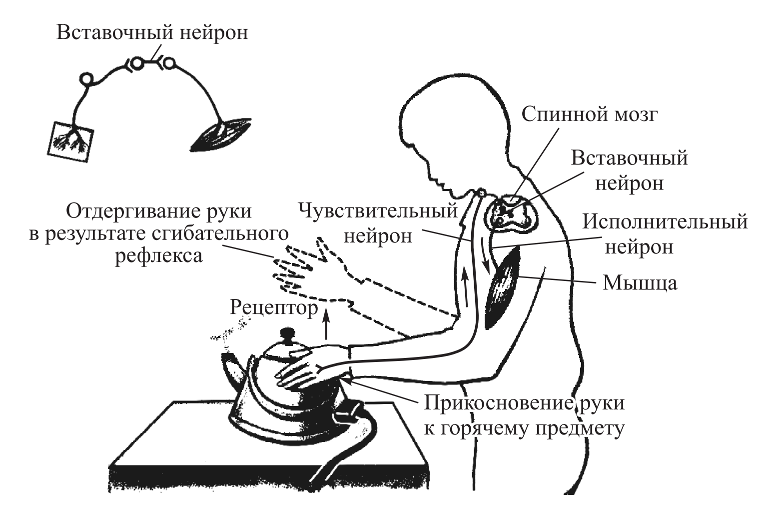

Рис. 29. Сложная рефлекторная дуга сгибательного рефлекса

Рефлекторное кольцо – это совокупность образований для осуществления рефлекса и передачи информации о характере и силе рефлекторного действия в ЦНС. Оно включает в себя рефлекторную дугу и обратную афферентацию от эффекторного органа в ЦНС.

Многообразие рецепторов, которыми располагает человек, обеспечивает ему объективную информацию об окружающем мире, о процессах, в нем протекающих. Нарушение какого-либо рецепторного канала компенсируется двумя-тремя дублирующими информационными системами и не нарушает объективности восприятия. Так, положение тела в пространстве контролируется в основном тремя системами – органом зрения, вестибулярным аппаратом внутреннего уха и проприоцепторами. Нарушение правильного представления о положении тела в пространстве приводит к расстройству движе-

ний человека, неустойчивости, шаткости походки. Но если нарушен только один рецепторный канал, то нарушения координации движений не происходит, поскольку дублирующие каналы поступления информации в мозг сохранены. Так, точность движений не страдает при слепоте или при нарушении чувствительности мышц и сухожилий, но при сочетании этих расстройств (что бывает относительно редко) возникает неустойчивость, ходьба затрудняется. Необходимость получения максимально полной информации о внешнем мире определяет, с одной стороны, разнообразие рецепторов, а с другой – формирование специальных центров анализа каждого рецепторного канала и центров сопоставления и суммирования информации, поступающей по дублирующим каналам. Именно поэтому нервная система состоит из двух отделов: ЦНС, представленной спинным и головным мозгом, и периферической нервной системы, представленной нервами, связывающими различные рецепторы с ЦНС и в обратном направлении – ЦНС с рабочими (исполнительными) органами – мышцами и железами.

Классификация рефлексов

С учетом уровня эволюционного развития выделяют шесть основных видов рефлексов:

- элементарные безусловные рефлексы;
- координационные безусловные рефлексы;
- интегративные безусловные рефлексы;
- сложнейшие безусловные рефлексы, или инстинкты;
- элементарные условные рефлексы;
- сложные формы высшей нервной деятельности.

Элементарные безусловные рефлексы представлены простыми рефлекторными реакциями, осуществляемыми на уровне отдельных сегментов спинного мозга. Они имеют местное значение, вызываются локальным раздражением рецепторов данного сегмента тела и проявляются в виде локальных сегментарных сокращений поперечно-полосатой мускулатуры. Функциональная роль этой категории рефлексов заключается в обеспечении простейших приспособительных реакций к внешним воздействиям местного значения, а также в приспособительных изменениях отдельных внутренних органов.

Координационные безусловные рефлексы представляют собой согласованные действия локомоторной функции или комплексные реакции вегетативных функциональных объединений внутренних органов. Эти рефлексы вызываются раздражением определенных групп внешних или внутренних рецепторов, а их эффект формирует сложные координационные акты сокращения и расслабления, возбуждения или торможения деятельности ряда внутренних органов.

Функциональное назначение координационных безусловных рефлексов – формирование на базе локальных элементарных безусловных рефлексов целостных, целенаправленных локомоторных актов или гомеостатических систем организма.

Интегративные безусловные рефлексы представляют собой дальнейший шаг в интеграции отдельных безусловных рефлексов, осуществляющих сложные двигательные локомоторные функции организма в тесной связи с вегетативным обеспечением, формируя тем самым комплексные поведенческие акты, имеющие определенное биологическое значение. Рефлекторные реакции этого типа инициируются такими биологически важными стимулами, как пищевые и болевые раздражители. Интегративные безусловные рефлексы всегда носят целостный системный характер, включая достаточно выраженные соматические и вегетативные компоненты. Их реализация оказывается весьма пластичной, тесно связанной со многими сильно развитыми проприоцептивными обратными связями, обеспечивающими точную коррекцию выполняемого сложного поведенческого акта в соответствии с изменениями в состоянии организма. Примером является ориентировочная реакция. Биологическое значение последней заключается в перестройке организма, которая обеспечивает оптимальную подготовку к восприятию и быстрому анализу нового неизвестного сигнала в целях организации рационального ответа.

Сложнейшие безусловные рефлексы (***инстинкты***) представляют собой видовые стереотипы поведения, организующиеся на базе интегративных рефлексов по генетически заданной программе. В качестве запускающих раздражений выступают стимулы, имеющие отношение к питанию, защите, размножению и другим биологически важным потребностям организма.

Сложнейшие безусловные рефлексы образованы последовательными интегративными реакциями, построенными та-

ким образом, что завершение одной реакции становится началом следующей. Адаптивность инстинктов усиливается благодаря наслоению на сложнейшие безусловные рефлексы условных, приобретаемых на ранних этапах онтогенеза.

Элементарные условные рефлексы проявляются в интегративных реакциях, вызываемых ранее индифферентными раздражителями, приобретающими сигнальное значение в результате жизненного опыта или подкрепления их безусловными сигналами, имеющими биологическое значение. Основным принципиальным отличием этой категории рефлекторных реакций является то, что они образуются в процессе индивидуальной жизни. Условно-рефлекторные реакции образуются, усложняются, видоизменяются на протяжении всей жизни; наиболее простые из них формируются в раннем возрасте. Условно-рефлекторные реакции дают возможность организму заблаговременно отвечать на приближающиеся жизненно важные ситуации. В психической сфере деятельности человека условные рефлексы закладывают начало ассоциативному способу мышления.

Сложные формы высшей нервной деятельности представлены психическими реакциями, возникающими на основе интеграции элементарных условных рефлексов и аналитико-синтетических механизмов абстрагирования. Абстрагирование от конкретного содержания безусловных подкрепляющих раздражителей обеспечивает возможность более полного и целостного восприятия окружающего мира, адекватного прогнозирования и программирования поведения. В качестве вызывающих подобные реакции стимулов обычно выступают сложные комплексные раздражители.

В основу различных классификаций рефлексов положены самые разнообразные критерии (табл. 2).

Таблица 2. **Классификация рефлексов**

Критерий классификации	Виды рефлексов
1	2
А. Безусловные, или врожденные, рефлексы	
Появление в филогенезе (по А.Б. Когану)	Элементарные, координационные, интегративные, а также сложнейшие безусловные рефлексы (инстинкты)

Продолжение табл. 2

1	2
Изменение в онтогенезе	Постоянные, рудиментарные, исчезающие с определенного периода онтогенеза, возникающие в период полового созревания
Состояние здоровья	Рефлексы здорового организма, патологические рефлексы (возникающие, например, при нарушении функции спинного мозга)
Число синапсов	Моносинаптические, полисинаптические
Тип рецепторов, активация которых вызывает рефлекс	Экстероцептивные (болевые, температурные, тактильные); интероцептивные (хеморецепторные, барорецепторные, осморецепторные); проприоцептивные (с рецепторов мышц, сухожилий и суставов)
Локализация рефлексогенных зон, т.е. скопление рецепторов	Аортальные, каротидные (с зоны сонной артерии), кожные, сухожильные, сердечные, сосудистые, висцеральные, мышечные
Отдел мозга, необходимый для реализации рефлекса	Спинномозговые, стволовые (бульбарные, мезенцефальные, понтийные), диэнцефальные, мозжечковые
Системы мозга, ответственные за реализацию рефлекса	Вегетативные (симпатические, парасимпатические, метасимпатические), двигательные, сенсорные
Эффекторный орган, деятельность которого изменяется при реализации рефлекса	Сердечные, сосудистые, дыхательные, бронхиальные, мышечные, слюноотделительные, желчеотделительные, терморегуляционные
Функция или эффект, возникающий при реализации рефлекса	Дыхательный, чихательный, кашлевый, сосательный, жевательный, слюноотделительные, желчеотделительные, сокоотделительные, всасывательные, хватательный, локомоторный, статокинетические, статические, миотатические, разгибательные, сгибательные, нистагм глаз, эрекционный, эякуляционный, дефекационный, мочеиспускательный, ортостатический, клиностатический и др.
Биологическое значение	Пищевые, питьевые, оборонительные, защитные, половые, родительские и т.д.
Потребности, удовлетворяемые при реализации рефлекса (по П.В. Симонову)	Витальные, или биологические (питьевые, пищевые, рефлексы цикла «сон – бодрствование», оборонительные, рефлекс экономии сил); зоосоциальные, или ролевые (половые, родительские, рефлексы лидера в стае и подчи-

1	2
	ненного самца, рефлексы хозяина занимаемой территории и рефлексы пришельца), рефлексы саморазвития (рефлекс свободы, или рефлекс рабства, подражательные, игровые, ориентировочные)
Б. Инстинкты (*сложные безусловные рефлексы*)	
Потребности, удовлетворяемые при реализации инстинкта (по П.В. Симонову)	Витальные, или биологические (пищевые, питьевые, оборонительные, регулирующие цикл «сон – бодрствование», рефлекс экономии сил), зоосоциальные, или ролевые (половые, родительские, стадные, инстинкты доминирования и территориального поведения, включая инстинкты миграции, инстинкты эмоционального резонанса) и инстинкты саморазвития (поисково-исследовательские, или информационные, инстинкты сопротивления, или рефлекс свободы, инстинкты превентивной «вооруженности» – имитационные и игровые)
В. Условные, или приобретенные, рефлексы	
Вид условного раздражителя	Натуральные и искусственные
Вид рецепторов, на которые воздействует условный сигнал	Экстероцептивные (при раздражении кожных рецепторов, фоторецепторов, фонорецепторов), интероцептивные (при раздражении барорецепторов, хеморецепторов, волюморецепторов и др.), проприоцептивные (при раздражении рецепторов мышц, сухожилий и суставов)
Вид анализатора или органа, возбуждение которого вызывает рефлекс	Зрительные, слуховые, обонятельные, вкусовые, кожные, с мочевого пузыря, желудка, кишечника и пр.
Вид энергии условного сигнала	Звуковые, световые, температурные, механические
Структура условного сигнала (простой сигнал, сложный сигнал)	Простые (в том числе рефлекс на время) и сложные, или комплексные (рефлексы на одновременные и последовательные комплексные раздражители, рефлексы на цепи раздражителей, ситуационные, или обстановочные, условно-рефлекторное переключение, рефлексы на отношение раздражителей)
Совпадение во времени действия условного сигнала и подкрепления	Наличные – совпадающие (короткоотставленные), отставленные и запаздывающие, следовые

Окончание табл. 2

1	2
Конечный результат рефлекса	Вегетативные, или классические, или рефлексы I типа, или рефлексы Павлова (сердечно-сосудистые, дыхательные, потоотделительные, пищевые, мочевыделительные, половые), оперантные, или инструментальные, или рефлексы II типа, или рефлексы Конорского (разнообразные произвольные двигательные акты), интеллектуальные (артикуляционные, фонационные, мыслительные, мнемические, экстраполяционные и др.)
Потребности, удовлетворяемые при реализации условного рефлекса (по П.В. Симонову)	Витальные, или биологические (пищевые, защитные, или оборонительные, статокинетические, локомоторные, гомеостатические), зоосоциальные, или ролевые (половые, родительские, территориальные), идеальные, или духовные, или саморазвития (исследовательские, имитационные, или подражательные; в целом – рефлексы цели)
Сложность (последовательность) формирования условного рефлекса	Рефлексы первого порядка, или первичные рефлексы, и рефлексы высшего порядка (второго, третьего и т.д., либо вторичные, третичные и т.д.)
Область коры, принимающая участие в формировании условного рефлекса	Рефлексы первой сигнальной системы действительности и рефлексы второй сигнальной системы действительности, в том числе реализующие речь, мышление, память, внимание
Наличие действия при реализации условного рефлекса	Положительные (вызывают какое-либо действие) и отрицательные (вызывают торможение деятельности)
Изменение адаптационных возможностей	Повышающие адаптационные возможности организма («полезные» рефлексы), не меняющие их («нейтральные» рефлексы) или снижающие их («вредные» рефлексы, или вредные привычки, патологические рефлексы)
Отсутствие классического начала или классического завершения условного рефлекса (по П.С. Кулакову)	Укороченный условный рефлекс I типа (не имеющий завершения) и укороченный рефлекс II типа (не имеющий классического начала); тонический условный рефлекс
Появление в филогенезе (по А.Б. Когану)	Элементарные условные рефлексы и сложные формы высшей нервной деятельности

Все рефлексы в зависимости от их происхождения или способа формирования в процессе индивидуального развития следует разделить на три группы: а) простые безусловные рефлексы; б) сложные безусловные рефлексы, или инстинкты; в) условные рефлексы. Первые две группы рефлексов являются врожденными, т.е. передающимися по наследству и характерными только для данного вида, а третьи приобретаются в процессе индивидуального развития. Внутри каждой группы все рефлексы можно разделить в зависимости от того, какие потребности они удовлетворяют (биологические, социальные и идеальные), какие органы и системы участвуют в ответной реакции организма при реализации данного рефлекса, возбуждение каких рецепторов приводит к развитию этих рефлексов.

Безусловные рефлексы. Инстинкты

Безусловный рефлекс – это врожденная видоспецифическая реакция организма, возникающая с обязательным участием нервной системы в ответ на воздействие биологически значимого раздражителя, адекватного для данного вида деятельности. Безусловные рефлексы связаны с жизненно важными биологическими потребностями и осуществляются в пределах стабильного рефлекторного пути. Рефлекторная дуга безусловного рефлекса генетически детерминирована.

Таким образом, безусловные рефлексы осуществляются на основе врожденных нервных связей, отражающих филогенетический опыт приспособления к условиям существования. Безусловные рефлексы относительно постоянны, стереотипно проявляются в ответ на адекватное раздражение определенного рецептивного поля и служат основой для формирования многочисленных условных рефлексов, связанных с индивидуальным опытом.

К безусловным рефлексам относятся, например, выделение желудочного сока при попадании пищи в рот, отдергивание руки при болевом раздражении, питье жидкости при изменении кислотно-щелочного равновесия в организме, мигание при попадании струи воздуха в глаз и т.д.

Система безусловных рефлексов окончательно формируется в онтогенезе. На этот процесс накладывает отпечаток внешняя среда. Некоторые рефлексы, проявляющиеся у ново-

рожденных детей, со временем исчезают, другие возникают (например, у детей к концу первого года жизни – сосательный рефлекс; к моменту половой зрелости проявляются половые рефлексы).

Безусловные рефлексы могут быть разделены на следующие три группы: витальные, ролевые (или зоосоциальные) и рефлексы саморазвития.

Витальные безусловные рефлексы обеспечивают физическое выживание особи. Это питьевые, пищевые и оборонительные рефлексы, рефлексы сна, экономии сил.

Ролевые (зоосоциальные) безусловные рефлексы могут быть осуществлены только в кругу себе подобных. Это половые и родительские рефлексы, рефлексы лидера в стае, рефлексы хозяина занимаемой территории и рефлексы пришельца, рефлекс эмоционального резонанса. У стадных и стайных животных проявление этих рефлексов зависит от иерархического положения конкретной особи.

Безусловные рефлексы саморазвития обеспечивают приспособление особи к каким-то новым для него формам существования. К числу рефлексов саморазвития относятся рефлекс свободы (или рефлекс рабства), подражательные и игровые рефлексы, а также ориентировочный рефлекс. Последний осуществляется при воздействии на организм любого нового раздражителя и является практически наиболее сильным среди всех безусловных рефлексов. Животное и человек при воздействии на организм нового раздражителя не могут осуществлять даже витальные рефлексы, пока не будет достигнута убежденность в том, что данный новый раздражитель является индифферентным для организма, не представляет собой угрозы для существования особи. Подражательный и игровой рефлексы направлены на удовлетворение потребности в постоянном вооружении знаниями и навыками. Подражательное поведение обеспечивает передачу опыта от поколения к поколению негенетическим путем. Подражательные рефлексы на ранних стадиях онтогенеза формируют зоосоциальные потребности у животных и социальные потребности у человека. Осуществление игровых рефлексов уточняет и закрепляет формы поведения, направленные на удовлетворение новых формирующихся потребностей.

Система безусловных рефлексов, направленных на удовлетворение как биологических, так и зоосоциальных потреб-

ностей, представляет собой очень обширную платформу сложноповеденческих реакций, выполняемых по генетически детерминированным программам. Система безусловных рефлексов обеспечивает выживание особи в относительно стандартных, мало меняющихся условиях внешней среды, но в то же время в результате осуществления рефлексов саморазвития дает возможность особи подготавливать себя к новым формам поведения, которые незначимы для нее на данной стадии онтогенеза, но будут безусловно полезны и значимы в будущей жизни.

В эволюционном плане переходной формой от безусловного рефлекса к условному является инстинкт.

Инстинкт (от лат. *instinctus* – побуждение) – жизненно важная целенаправленная адаптивная форма поведения, обусловленная врожденными механизмами, которая реализуется в ходе онтогенетического развития и характеризуется строгим постоянством своего внешнего проявления у данного вида организмов и возникающая на специфические раздражители внешней и внутренней среды организма. Все инстинкты, реализуемые в поведенческих реакциях животного, направлены на получение полезного результата.

Инстинктивные реакции целесообразны, но это проявляется в относительно постоянных условиях существования. При резком изменении условий окружающей среды инстинкты теряют целесообразность.

В основе инстинктивного поведения сложного характера выделяют три основных этапа его осуществления – подготовительный, поисковый и завершающий. Прежде всего, для реализации инстинкта необходимо формирование соответствующего биологического влечения, т.е. мотивации. Например, появление чувства голода является подготовительным этапом инстинктивной деятельности, направленной на удовлетворение потребности в пище. Затем животное начинает активно исследовать окружающую среду, отыскивая с помощью органов чувств внешние сигналы, которые бы свидетельствовали о наличии пищи в окружающей среде. Это поисковый этап инстинктивного поведения, направленного на добывание пищи, который продолжается до тех пор, пока не будет найден пусковой раздражитель – внешний сигнал, запускающий жестко запрограммированную и строго координированную инстинктивную деятельность, далее наступает завершающий

этап. Например, вид или голос добычи является тем пусковым раздражителем, который вызывает у хищника определенную последовательность двигательных реакций (подкрадывание, нападение, схватывание, умерщвление жертвы, а иногда и перенос туши в другое место). Инстинктивные действия, происходящие на завершающем этапе, т.е. собственно акт еды, практически одинаковы для всех животных данного вида.

Общая характеристика условных рефлексов

Термин *условный рефлекс* был предложен И.П. Павловым (1903). Впервые выделив такое явление, как условный рефлекс, И.П. Павлов увидел в нем высшую форму рефлекторной деятельности – реакцию не на биологически значимый раздражитель, а на сигнал, предшествующий этому раздражителю. Реакция человека и животного на сигнал имеет то преимущество, что позволяет избежать действия раздражителя, если он отрицателен (опасен), или поспешить навстречу этому раздражителю, если он положителен (необходим или приятен).

Кроме того, И.П. Павлов и его сотрудники использовали условный рефлекс как метод для исследования закономерностей вегетативной нервной системы, т.е. деятельности организма, направленной на взаимодействие с внешней средой. Выработка условных рефлексов и изучение их форм явились ключом к пониманию физиологических основ психической деятельности. До настоящего времени в тех физиологических лабораториях, где работают над проблемами вегетативной нервной системы и психофизиологии, почти всегда используют условный рефлекс как инструмент исследований самых различных сторон психики.

В основе условного рефлекса лежат формирование новых или модификация существующих нервных связей, происходящие в индивидуальной жизни животных и человека под влиянием изменений внешней и внутренней среды. Это временные связи, которые тормозятся при отмене подкрепления.

Таким образом, условные рефлексы – индивидуальные, приобретаемые в течение жизни ответы организма на условные раздражители, т.е. на разнообразные биологически незначимые раздражители, действие которых ранее совпадало с действием на организм безусловных раздражителей.

Классификация условных рефлексов

Единой классификации условных рефлексов не существует.

▶ По ***виду условного раздражителя***, вызывающего условный рефлекс, выделяют натуральные и искусственные условные рефлексы.

Натуральными называют условные рефлексы, которые образуются на раздражители, являющиеся естественными, обязательно сопутствующими признаками или свойствами безусловного раздражителя, на базе которого они вырабатываются (например, запах мяса при кормлении).

Искусственные – это условные рефлексы, образующиеся на стимулы, которые обычно не имеют прямого отношения к подкрепляющему их безусловному стимулу (например, световой раздражитель, подкрепляемый пищей). Натуральные условные рефлексы по сравнению с искусственными рефлексами отличаются большей легкостью образования и большей прочностью.

▶ В зависимости от ***природы рецепторных структур***, на которые действуют условные раздражители, т.е. по характеру рецептивного поля, различают экстероцептивные, интероцептивные и проприоцептивные условные рефлексы.

Экстероцептивные условные рефлексы образуются при раздражении внешних рецепторов (кожи, глаза, уха, полостей рта, носа), т.е. на стимулы, воспринимаемые наружными (внешними) рецепторами тела, например фоторецепторами и тактильными рецепторами. Экстерорецептивными рефлексами являются слюноотделительные условные рефлексы на звуковые раздражители (тон, метроном, звонок) или на кожно-механические раздражители (касалка). Экстероцептивные рефлексы составляют основную массу условно-рефлекторных реакций, обеспечивающих адаптивное поведение животных и человека в условиях изменяющейся внешней среды.

Интероцептивные условные рефлексы вырабатываются при возбуждении интерорецепторов физическими и химическими факторами. Такие условные рефлексы способствуют оптимальной регуляции деятельности внутренних органов.

Проприоцептивные условные рефлексы формируются в ответ на раздражение собственных рецепторов скелетных мышц и суставов. Проприоцептивные условные рефлексы обеспечивают регуляцию деятельности внутренних органов при двигательной активности; кроме того, часть этих рефлексов можно

рассматривать как двигательные рефлексы (двигательные умения и навыки).

▶ По ***названию органа***, где находятся рецепторы, воспринимающие условный сигнал, – зрительный, слуховой, обонятельный, вкусовой, кожный, с мочевого пузыря, желудка, кишечника и т.д.

▶ В зависимости от ***энергии условного раздражителя*** различают звуковые, световые и температурные условные рефлексы.

▶ В зависимости от ***структуры условного раздражителя*** различают простые и сложные (комплексные) условные рефлексы.

Простые рефлексы формируются в ответ на воздействие простого раздражителя (свет, звук). Частным, но биологически важным случаем простых рефлексов является условный рефлекс на время. Это рефлекс, для которого условным раздражителем является промежуток времени. Он образуется при систематическом предъявлении безусловного раздражителя через одинаковые интервалы времени. Условный рефлекс на время проявляется в том, что каждый раз по истечении данного интервала времени возникает реакция, ранее вызываемая лишь действием безусловного раздражителя (условный рефлекс на «чистое» время).

▶ По ***соотношению (совпадению) во времени*** действия условного раздражителя (сигнала) и безусловного раздражителя (подкрепления) выделяют наличные и следовые условные рефлексы.

Наличные условные рефлексы – это условные рефлексы, при которых подкрепление применяется во время действия условного стимула. При наличных рефлексах от начала действия условного сигнала до начала подкрепления проходит не менее 0,5 с, т.е. присоединение безусловного раздражителя к условному сигналу происходит сравнительно быстро. Среди наличных рефлексов выделяют совпадающие, отставленные и запаздывающие. Быстрее всего условный рефлекс образуется при выработке совпадающих рефлексов, а сложнее всего – при выработке запаздывающих рефлексов, для которых характерен длительный период изолированного действия условного раздражителя.

Следовые условные рефлексы формируются в том случае, когда безусловный раздражитель предъявляется сразу же после окончания действия условного раздражителя, в результате

чего условный рефлекс возникает на окончание условного раздражителя, а не на его начало, как при наличных рефлексах. Так же как отставленные и запаздывающие рефлексы, следовые условные рефлексы реализуются с участием механизмов внутреннего торможения.

▶ В зависимости от ***вида эффектора*** различают вегетативные (сердечные, сосудистые, дыхательные, потоотделительные, пищевые, половые и пр.), оперантные (инструментальные) и интеллектуальные (артикуляционные, фонационные, мыслительные, мнемические и пр.) условные рефлексы.

Вегетативные рефлексы – это условные рефлексы (секреторные, двигательные), основные закономерности образования которых открыты И.П. Павловым. Они образуются при сочетании двух раздражителей, обычно индифферентного и безусловного, вызывающего вегетативный рефлекс, например выделение слюны.

Частным случаем вегетативных рефлексов являются *соматические*, или *двигательные*, условные рефлексы, направленные на регуляцию функционального состояния скелетных мышц.

Оперантные рефлексы представляют собой рефлексы, в которых выполнение определенной (обычно двигательной) реакции в ответ на условный раздражитель является необходимым условием получения подкрепления в отличие от вегетативных условных рефлексов, где подкрепление дается независимо от наличия условной реакции.

К *условно-условным рефлексам* относятся различные формы трудовых навыков человека. Многочисленными исследованиями показано, что с помощью инструментального рефлекса можно выработать новые формы движений.

Интеллектуальные рефлексы обеспечивают реализацию высших психических функций человека. Элементы этих рефлексов можно наблюдать и у животных.

▶ В зависимости от ***вида потребностей***, которые удовлетворяются при реализации условного рефлекса, выделяют биологические, или витальные, условные рефлексы (например, пищевые, оборонительные, статокинетические, локомоторные, рефлексы, поддерживающие гомеостаз, и некоторые другие), зоосоциальные, или социальные (например, половые, родительские, территориальные) и духовные, или идеальные, или рефлексы саморазвития (например, исследовательские, имитационные, или подражательные, игровые).

Все перечисленные рефлексы можно объединить термином «рефлекс цели», предложенным И.П. Павловым. Рефлекс цели – это рефлексы, направленные на достижение определенных целей того или иного индивидуума или вида, т.е. способствующие реализации потребности в пище.

▶ В зависимости от ***вида подкрепляющего раздражителя***, т.е. по сложности формирования рефлекса, различают условные рефлексы первого и высшего порядка (второго, третьего и более высокого порядка). Условные рефлексы, образованные путем сочетания условного сигнала с безусловным раздражителем, получили название условных рефлексов первого порядка. Те условные рефлексы, которые образованы на основе условного рефлекса первого порядка, называются условными рефлексами второго порядка и т.д.

Таким образом, условные рефлексы высшего порядка – это рефлексы, которые образуются на базе ранее выработанного условного рефлекса. К условным рефлексам высшего порядка у человека относятся условные рефлексы, вырабатываемые на словесный сигнал.

▶ В зависимости от ***областей коры***, принимающих участие в реализации рефлекса и вида сигналов (конкретных или абстрактных), выделяют условные рефлексы первой и второй сигнальных систем. Для животных характерны только рефлексы первой сигнальной системы, т.е. на конкретные сигналы внешнего мира.

▶ В школе И.П. Павлова были введены понятия ***положительный условный рефлекс*** и ***отрицательный условный рефлекс***. В первом случае речь идет об обычном условном рефлексе, который возникает при воздействии условного раздражителя, подкрепляемом безусловным раздражителем. Во втором случае речь идет о формировании того или иного варианта внутреннего торможения на действие индифферентного сигнала. Отрицательный условный рефлекс можно называть тормозным условным рефлексом.

▶ Выделяют группу условных рефлексов, наличие которых повышает ***адаптационные возможности*** человека («полезные» условные рефлексы), и группу рефлексов, наносящих вред здоровью («опасные для здоровья», или «вредные», условные рефлексы, «вредные привычки»), а также патологические условные рефлексы, например спазм коронарных артерий при прослушивании определенного музыкального произведе-

ния, ставшего условным сигналом для развития условного сосудосуживающего рефлекса.

▶ П.С. Купалов ввел понятие ***укороченный условный рефлекс*** и выделил два типа таких рефлексов. Укороченный рефлекс первого типа не имеет обычного завершающего эффекторного конца, а укороченный рефлекс второго типа не имеет обычного начала, т.е. протекает без внешнего раздражителя. Рефлексы первого типа вызывают не внешнюю деятельность организма, а определенное функциональное состояние нервных центров. Из взаимосвязанной цепочки условных рефлексов формируется длительно текущий нервный процесс, объединяющий различные этапы протекания процессов условного возбуждения в одном рефлексе или системе рефлексов. Условный рефлекс второго типа лежит в основе механизма условно-рефлекторной регуляции общего функционального состояния коры полушарий.

Основные правила выработки условных рефлексов

1. Условный раздражитель должен предшествовать действию безусловного раздражителя. Например, при выработке условного пищевого рефлекса на звук необходимо, чтобы звук включался раньше (как минимум за 500 мс) появления пищи.

2. Биологическое значение условного раздражителя должно быть меньше, чем безусловного. Например, для кормящей матери крик ее ребенка будет более сильным раздражителем, чем пища. Поэтому выработка пищевого условного рефлекса у матери на крик ребенка – сигнал столь высокой биологической значимости – не будет успешной.

3. Сила как условного, так и безусловного раздражителей должна быть определенной величины: слишком слабые и слишком сильные раздражители не позволяют выработать стабильный условный рефлекс. Так, показано, что на условный раздражитель слабой силы условный рефлекс вырабатывается труднее. Наименьшее количество сочетаний требуется для условного раздражителя средней силы. Очень сильный условный раздражитель применять нельзя, так как он вызывает процесс запредельного торможения и условный рефлекс

не образуется. В любом случае сила условного раздражителя всегда должна быть меньше силы безусловного раздражителя. Эти соотношения объясняются тем, что временная связь, составляющая основу условного рефлекса, возникает между центрами условного и безусловного раздражителей в коре и образуется лишь в том случае, если от слабо возбужденного центра сигнального раздражителя импульс направляется к сильно возбужденному центру подкрепления. В этом случае проявляется принцип доминанты, в условиях которой сильно возбужденный центр безусловного рефлекса как бы «притягивает» возбуждение из других центров.

4. При выработке условного рефлекса кора головного мозга должна находиться в активном состоянии: условный рефлекс не может быть выработан у глубоко спящего организма, а также в состоянии наркоза или при полном удовлетворении конкретной потребности.

5. Большое значение для выработки условного рефлекса имеет степень возбудимости центра безусловного раздражителя. Так, если собака сыта, возбудимость центра безусловного пищевого рефлекса понижена, и выработать условный пищевой рефлекс у такого животного очень трудно.

6. При выработке условного рефлекса должен применяться единичный условный раздражитель. При одновременном применении нескольких условных раздражителей условный рефлекс будет выработан на комплекс этих раздражителей. В этом случае на предъявление единичных раздражителей, входящих в данный комплекс, условный рефлекс не будет осуществляться.

7. Для выработки условного рефлекса необходимо также нормальное физиологическое состояние корковых и подкорковых структур, образующих центральное представительство соответствующего условного и безусловного раздражителей, отсутствие сильных посторонних раздражителей и значительных патологических процессов в организме.

8. Как правило, необходимо многократное повторение сочетаний действия условного и безусловного раздражителей.

При соблюдении указанных условий практически любой раздражитель может выработать условный рефлекс. Завершенность выработки условного рефлекса будет достигнута тогда, когда организм будет систематически реагировать на применение условного раздражителя без его подкрепления безусловным раздражителем.

Тестовые задания

1. В рефлекторную дугу входят:
а) чувствительные и двигательные нейроны;
б) рецепторы и рабочий орган;
в) рецепторы, чувствительные, вставочные и двигательные нейроны, рабочий орган;
г) рецепторы, синапс, нервный центр.

2. По локализации рефлекторной дуги выделяют рефлексы:
а) центральные и периферические;
б) моно- и полисинаптические;
в) соматические и вегетативные;
г) исследовательские и родительские.

3. Три принципа рефлекторной теории сформулированы:
а) И.М. Сеченовым;
б) Р. Декартом;
в) П.К. Анохиным;
г) И.П. Павловым.

4. Один из принципов рефлекторной теории гласит:
а) каждая рефлекторная реакция осуществляется с помощью определенных структур;
б) любая рефлекторная реакция причинно обусловлена;
в) нервная система анализирует с помощью рецепторов все действующие внешние и внутренние раздражители и на основании этого анализа формирует целостную ответную реакцию;
г) все вышеперечисленное.

5. Время рефлекса – это:
а) длительность интервала от начала стимула до поступления его в ЦНС;
б) длительность интервала от начала стимула до окончания ответной реакции;
в) длительность интервала от поступления сигнала в ЦНС до начала стимула в рабочем органе;
г) длительность интервала нахождения сигнала в пределах ЦНС.

6. По биологическому значению выделяют рефлексы:
а) врожденные и приобретенные;
б) моно- и полисинаптические;
в) соматические и вегетативные;
г) исследовательские и родительские.

7. Половые и защитные (оборонительные) рефлексы выделяют:
а) по числу синапсов;
б) по биологическому значению;
в) по рецепторам;
г) по локализации рефлекторной дуги.

8. Условные рефлексы осуществляются при участии:
а) спинного мозга;
б) ствола и подкорковых ядер головного мозга;

в) спинного мозга ствола и подкорковых ядер головного мозга;
г) коры больших полушарий.

9. Безусловный рефлекс осуществляется в ответ на действие:
а) специфического раздражителя;
б) любого раздражителя;
в) болевого раздражителя;
г) электрического раздражителя.

10. Механизм образования условного рефлекса состоит:
а) в сочетании условного и безусловного раздражителей;
б) в установлении временной связи между двумя очагами возбуждения в коре больших полушарий головного мозга;
в) в ослаблении возбуждения в центральной нервной системе;
г) в усилении возбуждения в центральной нервной системе.

11. К витальным инстинктам относятся:
а) половые и родительские;
б) ориентировочно-исследовательские и подражательные;
в) пищевые и оборонительные;
г) подражательные и игровые.

12. К социальным инстинктам относятся:
а) доминирования и миграции;
б) оборонительные и родительские;
в) подражательные и игровые;
г) половые и ориентировочно-исследовательские.

13. Рефлексы, обеспечивающие реализацию высших психических функций, называются:
а) инструментальные (оперантные);
б) интеллектуальные;
в) вегетативные;
г) все вышеперечисленное.

14. Укажите ошибочный ответ. В ЦНС для обеспечения форм поведения человека используются физиологические механизмы, заключающиеся в проявлении:
а) условных рефлексов;
б) безусловных рефлексов;
в) рассудочного мышления;
г) инстинктов;
д) сухожильных и вестибулярных рефлексов.

15. Основные характеристики условного рефлекса:
а) приобретенный;
б) врожденный;
в) индивидуальный;
г) видовой;
д) врожденно-обусловленное взаимодействие нейронов в рефлекторной дуге;
е) рефлекторная дуга формируется в процессе обучения.

16. Основные характеристики безусловного рефлекса:
а) приобретенный;
б) врожденный;
в) индивидуальный;
г) видовой;
д) врожденно-обусловленное взаимодействие нейронов в рефлекторной дуге;
е) рефлекторная дуга формируется в процессе обучения.

17. Выделите фазы инстинктов:
а) мотивации;
б) поисковая;
в) завершающая;
г) запечатления.

18. Начальная, поисковая фаза проявления инстинкта запускается с формирования в ЦНС:
а) мотивационного возбуждения;
б) процессов запечатления;
в) трансформации ритма;
г) явления последействия.

19. Центры ЦНС, в которых возникает мотивационное возбуждение для проявления инстинктов, локализуются:
а) в коре больших полушарий;
б) в коре мозжечка;
в) в гипоталамусе;
г) в лимбической системе;
д) в продолговатом мозге.

20. Укажите неправильный ответ. Формирование условных рефлексов происходит:
а) постоянно в течение жизни;
б) при низком тонусе интегративных механизмов мозга;
в) на базе афферентной части врожденных безусловных рефлексов;
г) при активном состоянии коры («внимание»);
д) благодаря образованию временных связей между нервными центрами;
е) на базе эфферентной части врожденных безусловных рефлексов.

21. Укажите неправильные ответы. Для формирования условных рефлексов необходимы следующие условия:
а) появление условного раздражителя должно предшествовать безусловному;
б) появление безусловного раздражителя должно предшествовать условному;
в) наличие сильного постороннего раздражителя;

г) активное состояние коры больших полушарий;
д) нормальный тонус ретикулярной формации.

22. Укажите неправильные ответы. Для закрепления условных рефлексов необходимо:
а) многократное сочетание условного и безусловного раздражителей;
б) состояние мотивационного возбуждения центра безусловного рефлекса;
в) активное состояние коры больших полушарий;
г) сниженный тонус ретикулярной формации мозгового ствола;
д) действие постороннего раздражителя.

Глава 10. ТОРМОЖЕНИЕ В ЦНС

Торможение – это местный нервный процесс, приводящий к угнетению или предупреждению возбуждения. Одна из характерных черт тормозного процесса – отсутствие способности к активному распространению возбуждения по нервным структурам.

Впервые идею о том, что в ЦНС помимо возбуждения существует процесс торможения, высказал И.М. Сеченов. Исследуя рефлекторную деятельность лягушки с сохраненными зрительными буграми, И.М. Сеченов определял время сгибательного рефлекса – в ответ на погружение лапы животного в раствор кислоты происходило сгибание конечности в тазобедренном и коленном суставах. При помещении на зрительный бугор (таламус) лягушки кристаллов поваренной соли в опытах И.М. Сеченова возникало торможение – удлинение времени сгибательного рефлекса. Это наблюдение позволило ученому прийти к выводу о наличии в ЦНС процесса торможения. В последующем такой вид торможения получил название *сеченовское* или *центральное торможение*.

С точки зрения физиологических механизмов, лежащих в основе торможения безусловных и условных рефлексов в ЦНС, в настоящее время принято различать первичное и вторичное торможение. *Первичное торможение* является результатом активации особых тормозящих структур (тормозящих нейронов), действующих на тормозимую клетку и вызывающих в ней торможение как первичный процесс без предварительного возбуждения. *Вторичное торможение* возникает в клетке без действия на нее специфических тормозя-

щих структур, как следствие ее возбуждения, т.е. вторично. К вторичному торможению относят пессимальное торможение и торможение вслед за возбуждением (рис. 30).

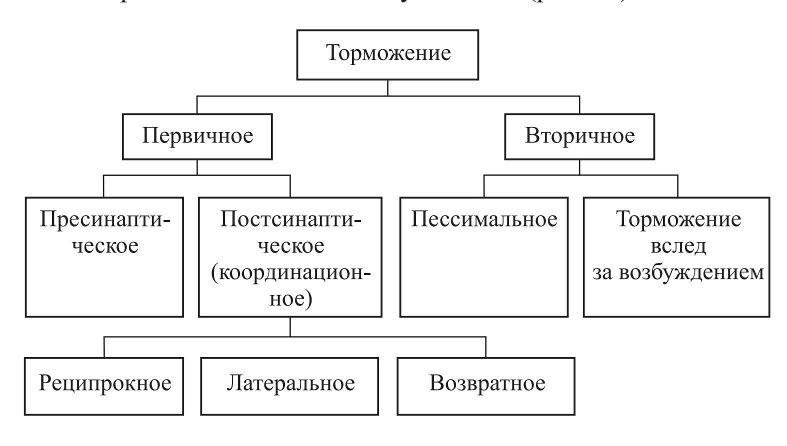

Рис. 30. Классификация торможения в ЦНС

Любой вид первичного торможения осуществляется с участием специализированных вставочных нейронов, или интернейронов, которые получили название *тормозных нейронов*. Часть этих нейронов называются по имени автора, описавшего соответствующий тип (например, клетки Реншоу, клетки Уилкинсона, грушевидные клетки Пуркинье в мозжечке, звездчатые клетки коры и др.). Их аксоны образуют контакты непосредственно с тормозимой клеткой, либо аксоны тормозных клеток взаимодействуют с аксоном возбуждающего нейрона. Последний направляется к тормозимому нейрону, образуется аксо-аксональный синапс, который блокирует проведение возбуждения по аксону, и возбуждающий сигнал не доходит до тормозимого нейрона. Тормозные нейроны имеются во всех отделах ЦНС, но особенно их много в спинном мозге, мозжечке, базальных ядрах и в коре больших полушарий.

Виды торможения в ЦНС

К первичному торможению относятся пресинаптическое и постсинаптическое торможение. Разновидностью постсинаптического является реципрокное, возвратное и латеральное торможение.

Пресинаптическое, или ***фильтрационное***, ***торможение*** является частным случаем синаптических тормозных процессов, проявляющихся в подавлении активности тормозимого нейрона в результате уменьшения эффективности действия возбуждающих синапсов еще на пресинаптическом уровне. Оно развивается в пресинаптическом звене путем угнетения процесса высвобождения медиатора возбуждающими нервными окончаниями.

Постсинаптическое, или ***координационное***, ***торможение*** развивается в основном в аксодендритных синапсах. Основой постсинаптического торможения является гиперполяризация постсинаптической мембраны тормозимого нейрона, представляющая собой тормозной постсинаптический потенциал (ТПСП). В качестве медиатора постсинаптического торможения могут выступать γ-аминомасляная кислота (ГАМК), глицин, норадреналин, дофамин, серотонин, эндозепины, эндогенные опиоиды, некоторые аминокислоты и пептиды. Все они приводят к повышению проницаемости постсинаптической мембраны тормозимого нейрона к ионам K^+ и $C1^-$, в результате чего возникает ТПСП. Важным условием эффективности тормозного процесса является наличие на тормозимом нейроне соответствующих рецепторов, способных воспринять тормозной медиатор.

Реципрокное торможение было открыто английским физиологом Ч. Шеррингтоном и российским физиологом Н.Е. Введенским. Этот вид торможения основан на том, что одни и те же афферентные пути, через которые осуществляется возбуждение одной группы нервных клеток, обеспечивают через вставочные нейроны торможение других групп нейронов. Реципрокное торможение характерно как для спинного, так и для головного мозга.

Возвратное, или *антидромное*, *торможение* наблюдается в отношении α-мотонейронов спинного мозга. При возбуждении α-мотонейрона нервный импульс направляется к мышечным волокнам, возбуждая их. Одновременно по коллатерали, идущей к тормозному нейрону (клетка Реншоу), импульс возбуждает тормозную клетку, которая, в свою очередь, вызывает торможение возбужденного ранее α-мотонейрона. Таким образом, α-мотонейрон, активируя, через систему тормозного нейрона сам себя затормаживает. Чем выше активность α-мотонейрона, тем выраженнее тормозное влияние клеток Реншоу на этот нейрон.

Латеральное торможение рассматривается как вариант возвратного торможения. Оно играет важную роль в организации обработки информации нейронами сетчатки. Суть его сводится к следующему. Под влиянием квантов света активируется фоторецептор. В свою очередь, это вызывает изменение активности биполярной клетки, связанной с данным фоторецептором. Одновременно активируется рядом расположенный тормозной нейрон, который блокирует проведение возбуждения от соседнего фоторецептора к ганглиозной клетке. Тем самым происходит «вытормаживание» информации в соседних участках. Таким способом создаются условия для четкого видения предмета (рис. 31).

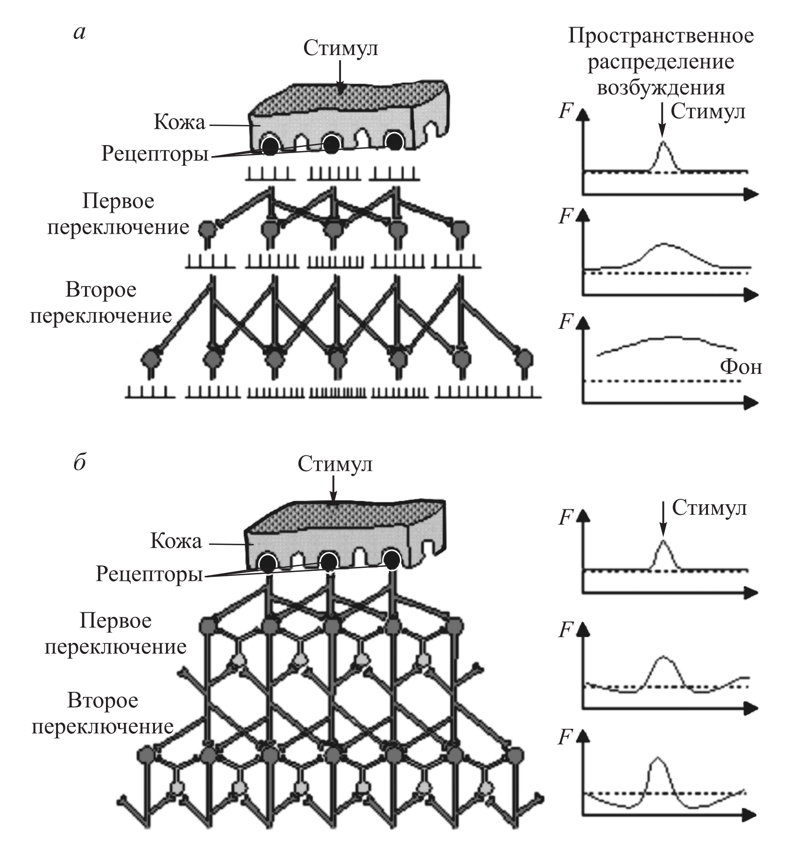

Рис. 31. Эффект латерального торможения. Отрицательная обратная связь в процессе распространения возбуждения в нейронной сети (*а*, *б*)

К вторичному торможению относят пессимальное торможение и торможение вслед за возбуждением.

Пессимальное торможение развивается в возбуждающих синапсах в результате сильной и длительной деполяризации постсинаптической мембраны приходящими сюда импульсами, что приводит к аккомодационным изменениям и снижению возбудимости в постсинаптической мембране. Этот вид торможения лежит в основе пессимального торможения условно-рефлекторной деятельности в коре больших полушарий.

Торможение вслед за возбуждением возникает всякий раз на фоне следовой гиперполяризации мембраны нейрона после очередного его возбуждения. Для него характерен сравнительно кратковременный период существования, так как он определяется лабильностью нейрона, т.е. скоростью восстановления исходного уровня мембранного потенциала после генерации очередного потенциала действия.

Торможение условных рефлексов

В основе нервной деятельности человека лежит единство безусловно-рефлекторной и условно-рефлекторной деятельности, гармоничное взаимодействие которых обеспечивается сложным взаимодействием процессов возбуждения. Однако для организации нормальной психической деятельности человека недостаточно лишь одной ее активации, необходимо также «сдерживание» нейронных ансамблей, препятствующих осуществлению той или иной оптимальной в данный момент для организма деятельности. Эту функцию выполняют процессы торможения условных рефлексов.

Таким образом, нервная деятельность человека определяется сложной мозаикой в головном мозге процессов возбуждения и торможения, являющихся сторонами единого нервного процесса. Различают внешнее (безусловное) и внутреннее (условное) торможение условных рефлексов.

Безусловное торможение – врожденная реакция, возникающая либо при появлении нового, неожиданного раздражителя (индукционное торможение), либо при действии очень сильных или длительных раздражителей (запредельное торможение). Например, если у ребенка выработан условный рефлекс на время – к 13 ч дня он всегда получал обед, – то к этому часу у него начинается слюноотделение. Однако появ-

ление перед ним нового интересного раздражителя (симпатичного щенка) тормозит не только условно-рефлекторное слюноотделение, но и естественное ощущение голода. В данном случае угнетение или полное торможение условного рефлекса происходит в результате появления ориентировочной реакции. Это один из наиболее часто встречающихся типов безусловного торможения. Большое биологическое значение имеет ***запредельное торможение*** – предохранение нервных клеток от истощающих воздействий, поэтому его называют также *охранительным*.

Условное торможение – еще более сложный в функциональном отношении процесс. Оно возникает, когда условный раздражитель не подкрепляется безусловным, и для его выработки требуется длительное время.

Разновидностью условного торможения является ***угасание условного рефлекса***. Этот тип внутреннего торможения вырабатывается при неподкреплении условного раздражителя безусловным.

Угасание условных рефлексов лежит в основе забывания. В связи с тем что прочность выработки условных рефлексов у детей существенно выше, чем у взрослых, угасание этих рефлексов у них происходит значительно труднее. С явлением угасания связаны забывание пройденного учебного материала, если он не повторяется на последующих уроках, потеря спортивных двигательных навыков в случае перерыва в спортивных занятиях и т.д.

Второй тип внутреннего (условного) торможения – ***дифференцировка***, связанная со способностью мозга различать даже весьма близкие по своим свойствам условные раздражители. Этот тип торможения имеет особое значение для человека, так как лежит в основе обучения и воспитания ребенка. Например, ребенок начинает различать отдельные речевые звуки или буквы именно благодаря высокой способности его мозга дифференцировать эти раздражители. Состояние дифференцированного торможения, проявляющееся в скорости образования дифференцировок, в значительной степени определяет учебные возможности детей и подростков. Третьей разновидностью условного торможения является ***условный тормоз***. Этот тип торможения в сущности близок к дифференцировочному торможению. Условный тормоз расширяет возможности человека выделять из окружающей среды биологически значимые сигналы и адекватно на них реагировать. Выработка

данного типа торможения происходит в том случае, если к условному сигналу присоединяют добавочный индифферентный раздражитель и их действие не сопровождают подкреплением. При этом условный раздражитель без дополнительного индифферентного продолжают подкреплять безусловным.

В результате условную реакцию вызывает только условный раздражитель без индифферентного, а их сочетание тормозит условный рефлекс.

Последний тип условного торможения – это ***запаздывательное торможение***. Его функциональное значение связано с предохранением организма от напрасной, преждевременной траты энергии. Например, хищные животные способны затаиться на длительное время, неподвижно выжидая удобного мгновения для нападения на свою жертву. Вырабатывается запаздывание условных рефлексов при отставлении безусловного подкрепления от начала действия условного раздражителя на 1–2 мин и более. В результате время появления ответной (условной) реакции организма при изолированном действии условного раздражителя (латентный период условного рефлекса; он обычно составляет 2–4 с) постепенно увеличивается до 1–2 мин и более. При этом весь период времени изолированного действия условного раздражителя распадается на две фазы: недеятельную, обусловленную развитием тормозного состояния, и деятельную, в течение которой, собственно, и осуществляется внешнее проявление условной реакции. Деятельная фаза по времени всегда существенно короче недеятельной.

В процессе обучения и воспитания детей и подростков педагогу приходится тратить немало времени и сил на тренировку запаздывательного торможения у своих воспитанников. Особенно трудно вырабатывается запаздывание у детей младшего школьного возраста. Внешнее (безусловное торможение) наиболее сильно выражено только у детей до 3–4 лет. У 3-летнего малыша можно легко затормозить нежелательное действие (рефлекс), отвлекая его внимание новыми раздражителями. Например, малыш пытается пройтись по луже и слово «Нельзя!» не способно удержать его от подобного действия. Но если вы заинтересуете малыша пролетающей мимо птицей или чем-нибудь другим, он легко забудет о своих прежних намерениях. Следовательно, внешнее торможение является важным средством воспитания полезных привычек и навыков у детей первых лет жизни.

Внутреннее торможение приобретает ведущее значение только к 6–7 годам. При этом важным фактором его развития является постоянная тренировка, которую целесообразно начинать уже с 6–7-летнего возраста. Особенно важно научить ребенка сдерживать (тормозить) рефлекторную деятельность, научить ждать. Такая тренировка тормозных процессов затем ляжет в основу воспитания у ребенка норм общественного поведения, научит его считаться не только с собственными желаниями, но и уважать требования окружающих.

Необходимо учитывать, что внутреннее торможение вырабатывается у детей при пониженной возбудимости нервной системы. Поэтому педагогическая работа с ребенком должна проводиться без окриков, в спокойной обстановке. Важно помнить, что положительный эмоциональный фон – непременное условие эффективного воспитания.

Внутреннее (дифференцировочное) торможение имеет также большое значение для обучения ребенка письму, чтению, рисованию, в процессе выработки у детей трудовых навыков и т.д. В связи с этим можно предполагать, что успеваемость и дисциплинированность детей и подростков в школе в какой-то степени определяются особенностями протекания у них тормозных процессов.

Торможение обеспечивает тонкую коррекцию нашей деятельности соответственно воздействиям окружающей среды, стирая уже ненужные, биологически нецелесообразные условные реакции и способствуя образованию новых. Представляя собой отражение единого нервного процесса, возбуждение и торможение являются необходимым условием проявления важнейшей функции коры головного мозга, лежащей в основе психической деятельности человека, – процессов анализа и синтеза раздражителей.

Тестовые задания

1. Явление торможения в центральной нервной системе было открыто:
а) И.М. Сеченовым;
б) Р. Декартом;
в) П.К. Анохиным;
г) Ч. Шеррингтоном.

2. Торможение – это:
а) местный нервный процесс, приводящий к угнетению или предупреждению возбуждения;

б) изменение чувствительности сенсорного рецептора;
в) способность нейрона изменять ритм приходящих импульсов;
г) все вышеперечисленное.

3. По электрическому состоянию мембраны торможение в ЦНС делится:
а) на постсинаптическое и пресинаптическое;
б) на гиперполяризационное и деполяризационное;
в) на поступательное и возвратное;
г) на возвратное и латеральное.

4. Торможение, развивающееся в синапсах при раздражениях высокой частоты и зависящее от низкой лабильности синапсов, называется:
а) поступательным;
б) латеральным;
в) пессимальным;
г) синаптическим.

5. Синаптическое торможение нейрона – это:
а) выключение определенных путей, через которые на нейрон могут оказываться влияния;
б) уменьшение амплитуды потенциала действия в пресинаптическом волокне;
в) выключение нейрона, вызванное действием тормозящих синапсов;
г) все вышеперечисленное.

6. Реципрокное (сопряженное) торможение было открыто:
а) И.М. Сеченовым;
б) А.А. Ухтомским;
в) П.К. Анохиным;
г) Ч. Шеррингтоном.

7. Внешнее торможение условных рефлексов возникает:
а) при действии нового сильного раздражителя, приводящего к возникновению нового очага возбуждения в коре;
б) при отсутствии подкрепления условного раздражителя безусловным;
в) при чрезмерном увеличении силы и времени действия условного раздражителя;
г) внутри дуги условного рефлекса.

8. Внутреннее торможение условных рефлексов возникает:
а) при действии нового сильного раздражителя, приводящего к возникновению нового очага возбуждения в коре;
б) при отсутствии подкрепления условного раздражителя безусловным;
в) при наличии подкрепления условного раздражителя безусловным;
г) внутри дуги условного рефлекса.

Глава 11. ПЕРВАЯ И ВТОРАЯ СИГНАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ

Все закономерности условно-рефлекторной деятельности, описанные выше, являются общими для животных и человека: анализ и синтез сигналов, приходящих от зрительных, слуховых и других рецепторов организма и составляющих первую сигнальную систему.

Особенности второй сигнальной системы у человека

У человека в процессе трудовой деятельности и социального развития появилась вторая сигнальная система, связанная со словесными сигналами, речью. Эта система сигнализации воспринимает слышимые и видимые слова. В отличие от условных рефлексов животных, отражающих окружающую действительность посредством конкретных зрительных, слуховых, обонятельных и других сигналов о происходящих событиях, речь отражает окружающую действительность посредством обобщающих отвлеченных понятий, выражаемых словами.

Вторая сигнальная система человека является результатом длительной эволюции живой материи. Язык человека был одним из тех ведущих факторов, которые позволили ему выделиться из животного царства, развить мышление и создать человеческое общество. Для человека слово приобретает ведущее значение среди прочих сигналов действительности, становится, по выражению И.П. Павлова, «сигналом сигналов».

Вторая сигнальная система охватывает все функциональные структуры мозга и не имеет ограниченной локализации. Однако некоторые структуры коры тесно связаны с осуществлением этой функции. В нижней фронтальной извилине находится участок, поражение которого делает невозможным устную речь, – двигательный центр речи Брока. В височной извилине располагается область, при повреждении которой человек теряет способность понимать смысл услышанных слов, – акустический центр Вернике. Поражение ангулярной извилины приводит к потере способности узнавать написанное – оптический центр речи (табл. 3).

При развитии второй сигнальной системы слово становится сигналом сигналов. Слово как комплексный раздражитель начинает формироваться со второй половины первого года

жизни ребенка. Вначале сигналом служит весь комплекс раздражителей и лишь постепенно их начинают заменять слова. Ребенок подрастает, обобщает все больше первичных сигналов, отвлекаясь от конкретного разнообразия, слово делается абстрактным понятием. Слово уже действует заключенным в нем понятием, а не звуковой оболочкой.

Таблица 3. **Отличия первой сигнальной системы от второй**

Воздействия и результаты	Первая сигнальная система	Вторая сигнальная система
Сигналы	Воспринимаемые в данный момент конкретные явления	Выраженные словами обобщающие понятия о явлениях
Подкрепления	Удовлетворение биологических потребностей в пище, защите, размножении	Удовлетворение социальных критериев норм поведения, этики, морали
Результат	Индивидуальное приспособление к окружающим условиям жизни	Коллективное приспособление путем изменения окружающей среды, накопление знаний и применение их на практике

Обе сигнальные системы человека действуют в непрерывной связи. Это проявляется в селективной и диффузной иррадиации. Селективная иррадиация заключается в распространении возбуждения из одной системы в другую. Временные связи, образованные на конкретные сигналы, передаются в систему их речевого обозначения. При диффузной иррадиации условная реакция вызывается не только словом, но и его синонимом.

Формирование второй сигнальной системы в онтогенезе

Формирование в коре временных связей первой сигнальной системы начинается у ребенка уже через несколько дней после рождения. В 7–10-дневном возрасте могут быть выработаны первые условные рефлексы. К концу 1-го месяца возникают условные рефлексы на звуковые, а на 2-м месяце – на световые сигналы. Скорость образования условных рефлексов быстро возрастает в течение первых месяцев жизни. Так, в месячном возрасте необходимо произвести более десятка сочетаний ус-

ловного и безусловного раздражений для выработки условного рефлекса, а в 2–4 месяца – всего несколько таких сочетаний. Разные формы торможения условных рефлексов появляются неодинаково быстро. Раньше всего развивается дифференцировка, позже – запаздывающее торможение.

В процессе индивидуального развития вторая сигнальная система приобретает ведущее значение в жизни ребенка только к 6–7 годам. В первые полгода жизни слова для ребенка вообще не имеют особого значения. Они воспринимаются им как простые звуковые раздражения. Формирование условных рефлексов на слова происходит только во второй половине первого года жизни. Однако и на этом этапе слово еще не имеет самостоятельного значения и оказывает действие лишь как компонент сложного комплексного раздражителя. Например, слово «мать» вызывает адекватную реакцию ребенка вместе с другими раздражителями, действующими на первую сигнальную систему: статокинетическими (связанными с положениями тела в пространстве), зрительными, слуховыми (голос матери), кожными (тепло материнских рук) и др. Причем из всего сложного комплекса раздражителей слово до конца первого года жизни ребенка оказывается самым слабым раздражителем по своему действию. Такое соотношение сохраняется до 7–8 месяцев постнатального развития ребенка. Лишь к 10–12 месяцам слово заменяет весь комплекс раздражителей. Следовательно, в процессе развития второй сигнальной системы самостоятельное сигнальное значение слово приобретает только у годовалого ребенка. На этом этапе оно выступает как интегратор первого порядка и частично обеспечивает отвлечение от действительности, так как еще тесно связано с конкретным чувственным образом предмета. Например, слово «мяч» для годовалого малыша всегда относится к какой-либо конкретной игрушке.

К концу второго года жизни слово становится для ребенка интегратором второго порядка, т.е. начинает играть обобщающую роль. Теперь слово объединяет уже несколько предметов, с которыми играет ребенок. Иначе говоря, ребенок учится выделять существенные свойства предметов и объединять все предметы, обладающие этими свойствами.

Следующий этап развития второй сигнальной системы связан с дальнейшим усилением сигнального значения слов. С 3–3,5 года ребенок начинает обобщать под словом «игрушка» различные игрушки: мячи, куклы, кубики и т.д. Наконец, в возрасте около 5 лет ребенок способен уже к высокой степе-

ни интеграции, для него становится доступным выделение существенных групповых свойств предметов и употребление таких широких понятий, как, например, слова «животные», «растения», «вещь» и др.

Усиление сигнального значения слов продолжается и далее в процессе воспитания и обучения ребенка. Не останавливается этот процесс и у взрослого человека, особенно у тех, кто продолжает образование.

Физиологической особенностью этого является формирование в коре головного мозга широкой системы условно-рефлекторных связей между очагами возбуждения, вызванными действием предмета как комплексного раздражителя, и очагами возбуждения, вызванными словами, представляющими собой также сложный комплексный раздражитель. В результате образуется единая функциональная структура, объединяющая непосредственное действие ощущений от предмета и действие словесного раздражителя (звуковые компоненты, зрительные и кинестетические) от мышц речедвигательного аппарата.

Таким образом, у человека в процессе онтогенеза происходит постепенное изменение соотношений между первой и второй сигнальными системами. На первых этапах постнатального развития преобладающее значение имеет первая сигнальная система. Затем в процессе развития ребенка в результате его общения со взрослыми и обучения сигнальное значение начинает приобретать слово. Свое самостоятельное значение слова получают только к концу первого или к началу второго года жизни. К 5–7 годам, т.е. к моменту, когда ребенок овладевает свободной речью, вторая сигнальная система становится ведущей. Однако первая сигнальная система еще сохраняет свое значительное влияние. Это необходимо учитывать в учебно-воспитательной работе с детьми и помнить, что в данном возрасте для закрепления полезных навыков и привычек, говоря физиологическим языком, для выработки полезных стереотипов, не следует злоупотреблять словом. Слова всегда нужно сочетать с действием конкретных раздражителей.

Тестовые задания

1. Вторая сигнальная система приобретает ведущее значение в жизни ребенка только:
а) в 2 года;
б) через несколько дней после рождения;

в) к 6–7 годам;
г) во второй половине первого года жизни.

2. Формирование в коре временных связей первой сигнальной системы начинается у ребенка:
а) в 2 года;
б) через несколько дней после рождения;
в) к 6–7 годам;
г) во второй половине первого года жизни.

3. Первые признаки развития второй сигнальной системы появляются у ребенка:
а) в 2 года;
б) через несколько дней после рождения;
в) к 6–7 годам;
г) во второй половине первого года жизни.

4. Сенсорный центр речи (центр Вернике) располагается:
а) в верхней теменной извилине;
б) в латеральной извилине;
в) в угловой извилине;
г) в верхней височной извилине.

5. Центр моторной речи (центр Брока) располагается:
а) в средней лобной извилине;
б) в предцентральной извилине;
в) в нижней лобной извилине;
г) в постцентральной извилине.

6. Вторая сигнальная система связана:
а) с трудовыми навыками;
б) с речью;
в) со зрительными сигналами;
г) со слуховыми сигналами.

7. Локализация второй сигнальной системы происходит:
а) в стволе мозга;
б) в среднем и промежуточном мозге;
в) в переднем мозге;
г) все вышеперечисленное.

8. Выбрать признаки второй сигнальной системы:
а) воспринимает конкретные явления;
б) воспринимает обобщающие понятия;
в) удовлетворяет биологические потребности;
г) удовлетворяет социальные критерии;
д) обеспечивает индивидуальные приспособления;
е) обеспечивает коллективные приспособления.

9. Взаимодействие первой и второй сигнальных систем выражается:
а) в окклюзии;
б) в селективной и диффузной иррадиации;
в) в индукции;
г) в торможении условных рефлексов.

Глава 12. ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Предметом физиологии высшей нервной деятельности являются закономерности и функциональные механизмы мозга (особенно его высшего отдела – больших полушарий), обеспечивающие наиболее оптимальное взаимодействие организма с окружающей средой.

Еще в V в. до н.э. древнегреческий врач Гиппократ предположил, что люди по своему поведению (темпераменту) могут отличаться друг от друга. Он объяснял это различным соотношением в организме четырех основных «соков»: крови, лимфы, или слизи, желчи и черной желчи. Гиппократ полагал, что только оптимальное соотношение этих «соков» определяет здоровье человека. Спустя почти 700 лет, т.е. во II в. н.э., римский врач Клавдий Гален, исходя из учения Гиппократа, разработал первую классификацию темпераментов. Он выделил девять их видов. Согласно концепции Гиппократа – Галена, преобладание горячей крови делает человека энергичным и решительным (сангвиник), избыток охлажденной слизи придает черты хладнокровного и медлительного человека (флегматик), преобладание едкой желчи обусловливает вспыльчивость и раздражительность (холерик), а черная испорченная желчь определяет поведение вялого, унылого меланхолика.

Типы высшей нервной деятельности

Новой вехой в развитии представлений о типологических особенностях человека и животных явилась концепция И.П. Павлова о типах высшей нервной деятельности. Она занимала ведущее место в представлениях ученого о высшей нервной деятельности.

И.П. Павлов считал, что как животное, так и конкретный человек обладают своим, индивидуальным способом реагирования на воздействие раздражителей. Эта индивидуальность определяется соотношением ряда функциональных характеристик нервной системы субъекта. К числу таких свойств И.П. Павлов относил три параметра – силу, уравновешенность и подвижность нервных процессов (возбуждения и торможения).

Сила нервных процессов связана с уровнем работоспособности нервных клеток. Слабые нервные процессы характеризуются неспособностью нервных клеток выдерживать сильные или длительные нагрузки, следовательно, эти клетки обладают низким уровнем работоспособности. Сильные нервные процессы связаны соответственно с высоким уровнем работоспособности нервных клеток.

Уравновешенность нервных процессов определяется их соотношением. Возможно преобладание одного из нервных процессов (например, возбуждения над торможением) или их уравновешенность.

Подвижность нервных процессов характеризуется скоростью возникновения возбудительного и тормозного процессов и способностью нервных клеток переходить из состояния возбуждения в тормозное или наоборот. Следовательно, нервные процессы могут быть высокоподвижными или инертными.

Индивидуальные особенности ВНД проявляются в различной скорости образования и упрочения условных рефлексов, выработки внутреннего торможения, трудности переделки сигнального значения условных раздражителей, работоспособности корковых клеток, а также поведенческих реакциях организма, его общем тонусе, работоспособности и продуктивности. При этом для каждого индивидуума характерна своя комбинация основных свойств корковой деятельности, чем и определяется особенность ВНД. Такую определенную совокупность основных свойств корковой деятельности И.П. Павлов назвал *типом ВНД*. Он считал, что сила, уравновешенность и подвижность нервных процессов являются результатом унаследованных и приобретенных индивидуальных качеств нервной системы. Тип как совокупность врожденных и приобретенных свойств нервной системы, определяющих характер взаимодействия организма и среды, проявляется в особенностях функционирования физиологических систем организма и прежде всего самой нервной системы, ее высших этажей, обеспечивающих высшую нервную деятельность.

Первоначально И.П. Павлов и его сотрудники детально проанализировали типы ВНД и на основании сочетания трех параметров (силы, уравновешенности и подвижности нервных процессов) выделили 96 типов ВНД, а его ученик В.К. Краусский – 120. Затем в результате многочисленных наблюдений И.П. Павлов выделил только четыре наиболее резко

бросающихся в глаза типа ВНД – три сильных типа и один слабый, в том числе:

- сильный, уравновешенный, подвижный, или лабильный;
- сильный, подвижный, неуравновешенный (с выраженным преобладанием возбуждения над торможением), или «безудержный»;
- сильный, уравновешенный, инертный;
- слабый.

При этом ученый подчеркивал, что каждый из этих типов отличается друг от друга по адаптивным способностям и устойчивости к невротизирующим агентам. И.П. Павлов показал, что эти же четыре типа ВНД соответствуют четырем видам темперамента Гиппократа – Галена (соответственно, сангвиническому, холерическому, флегматическому и меланхолическому).

Кроме того, И.П. Павлов считал, что люди отличаются между собой еще по одному важному параметру – соотношению между первой и второй сигнальной системами. Поэтому он ввел понятие о специфических человеческих типах ВНД, выделив три основных типа – художественный, мыслительный, средний, а также еще один, но редкий – гениальный.

Таким образом, начиная с 20-х гг. XX в. благодаря работам И.П. Павлова утвердилось представление о том, что **тип высшей нервной деятельности** – это совокупность врожденных (генотип) и приобретенных свойств нервной системы, определяющих характер взаимодействия организма с окружающей средой и находящих свое отражение во всех функциях организма. Удельное значение врожденного и приобретенного в фенотипе может меняться в зависимости от условий. В необычных, экстремальных условиях на первый план в поведении выступают преимущественно врожденные механизмы ВНД.

Физиологическая характеристика типов высшей нервной деятельности

Сильный, уравновешенный, подвижный тип ВНД (сангвиник) характеризуется сильными нервными процессами и большой их подвижностью, легкостью перехода одного процесса во второй, выработки условных рефлексов и легкостью их торможения, ярко выраженной отрицательной и положи-

тельной индукцией, что ограничивает в коре головного мозга иррадиацию процессов возбуждения и торможения. Наличие одинаково сильных процессов возбуждения и торможения с хорошей их подвижностью обеспечивает высокие адаптивные возможности и устойчивость в условиях трудных жизненных ситуаций.

Люди, обладающие сангвиническим темпераментом, – это живые, деятельные, общительные, любознательные, легко и быстро переключающиеся с одного вида деятельности на другой, мало подверженные срывам ВНД личности. Для таких людей характерны высокие адаптивные возможности и устойчивость в трудных жизненных ситуациях. Сангвиники разносторонни в своей деятельности и интересах. Они настойчивы в преодолении трудностей (это проявление силы нервных процессов), легко приспосабливаются ко всяким изменениям в жизненном укладе, относительно быстро перестраивают собственные привычки (это отражает высокую подвижность их нервных процессов), проявляют большое самообладание в критических ситуациях, сдержанность и хладнокровие (это отражает их высокую уравновешенность). Сангвиники обладают исключительно высокой работоспособностью и кипучей энергией. Сангвинический тип – это поистине «золотой» тип темперамента человека.

Дети этого типа отличаются подвижностью, живостью, любознательностью и в то же время дисциплинированностью.

Сильный, неуравновешенный, подвижный тип ВНД (холерик) характеризуется выраженным преобладанием процесса возбуждения над торможением (наличие сильного возбудительного процесса при относительной слабости тормозного процесса). Это проявляется высокой скоростью выработки положительных условных рефлексов и трудностью выработки всех видов внутреннего торможения (особенно торможения запаздывания). Кроме того, для него типична широкая иррадиация процесса возбуждения в коре головного мозга, не сдерживаемая тормозными процессами. В силу относительной слабости процессов внутреннего торможения этот тип может давать срывы ВНД в ситуациях, требующих сильного и длительного напряжения тормозных процессов. Представители данного типа ВНД способны тренировать и в значительной степени улучшать недостаточное торможение.

Люди холерического темперамента – это очень энергичные, увлекающиеся, смелые в суждениях, склонные к реши-

тельным действиям, не знающие меры в работе, которой они могут быть увлечены до самозабвения. В то же время они часто опрометчивы в своих поступках, несдержанны и легко возбудимы (их неуравновешенность проявляется в высокой вспыльчивости, любой пустяк может вызвать взрыв гнева), не склонны к компромиссам, идут к достижению своей цели, не обращая внимания на окружающую социальную среду.

Для детей, обладающих холерическим темпераментом, характерны высокие познавательные способности, любознательность. Однако часто их более или менее ровное поведение нарушается кратковременными вспышками необоснованного возбуждения, выражающимися в различных аффективных реакциях и агрессивных действиях.

Сильный, уравновешенный, инертный тип ВНД (флегматик) характеризуется способностью к выработке очень стойких условных рефлексов и не менее прочных дифференцировок, но в то же время незначительной подвижностью нервных процессов, т.е. инертностью (процесса торможения), трудностью переделки ранее выработанных рефлексов. Нервный процесс (возбуждение или торможение), возникающий в корковых клетках под действием раздражителя, длительно сохраняется, не обнаруживая тенденции к иррадиации. Поэтому при чередовании положительных и отрицательных раздражителей медленно и трудно осуществляется смена одного нервного процесса другим.

Человек флегматического темперамента – неторопливый (и даже медлительный) в действиях, спокойный (для него характерны исключительная уравновешенность, ровность поведения, умение сдерживаться), малообщительный, отличающийся энергичностью, упорством и настойчивостью в достижении цели, высокой работоспособностью (это отражает силу нервных процессов), устойчивостью к стрессовым воздействиям. Однако для флегматиков всегда является большой проблемой переделка стереотипов, а потому характерно постоянство привязанностей, привычек, иногда доходящее до педантизма, негативное отношение к смене привычек.

Дети-флегматики отличаются уравновешенным, хорошим поведением, трудолюбием, медлительностью движений. Для них характерна медленная речь. Спокойные в обычных условиях, дети этого типа обнаруживают значительную активность в трудных условиях.

Слабый тип ВНД (меланхолик) характеризуется высокой чувствительностью, но низкой работоспособностью (выносливостью) корковых нейронов, слабостью обоих нервных процессов (возбуждения и торможения), нестойкостью условных рефлексов, легким развитием запредельного торможения даже при использовании небольших по силе раздражителей. Слабость нервных процессов может существовать в различных градациях. В то же время представители этого типа (так же, как и сильного) обладают различными степенями уравновешенности и подвижности нервных процессов, но слабость процесса возбуждения сглаживает значение этих различий. Слабость возбудительного и тормозного нервных процессов обусловливает чрезвычайную уязвимость данного типа в стрессовых ситуациях, т.е. низкую адаптируемость к условиям окружающей среды. Это повышает вероятность развития невротических расстройств и снижает уровень здоровья. С другой стороны, именно повышенная чувствительность нервной системы меланхолика обеспечивает ему своеобразную приспособляемость к неблагоприятным условиям внешней среды. Меланхолики встречаются сравнительно редко.

У человека меланхолический темперамент проявляется в «слабости характера», т.е. в легком подчинении чужой воле, неспособности настоять на своем. Таким образом, меланхолики – это люди слабовольные, боящиеся трудностей, всегда находящиеся во власти опасений, тревожного чувства, тоскливого настроения (чаще всего чувства меланхолика окрашены в мрачные тона), робкие и замкнутые. Они обладают повышенной впечатлительностью, склонностью к преувеличению жизненных трудностей. В чрезвычайных обстоятельствах меланхолики впадают в панику. Такие люди избегают общества, боятся всякой ответственности.

Дети этого типа внешне тихие, боязливые, робкие.

К частным типам ВНД относят следующие:

- *художественный тип* – характеризуется превалированием первой сигнальной системы над второй, т.е. у представителей данного типа ярко выражена деятельность первой сигнальной системы (это не означает, что у них слабо развита вторая сигнальная система – она у них такая же, как у людей среднего типа). Для художественного типа характерно образно-эмоциональное мышление: познавательные процессы и творческая деятельность преимущественно ориентированы на яркие художественные образы. От людей среднего типа они

отличаются необычайной остротой, яркостью и полнотой непосредственного восприятия действительности, в том числе яркостью зрительного и слухового восприятия картины мира. Поэтому у них необычайная способность воспроизведения действительности в художественных образах. Именно этим отличаются от людей среднего типа художники всех категорий – живописцы, писатели, музыканты, артисты. Не случайно, что именно среди людей художественного типа много выдающихся деятелей культуры. По мнению И.П. Павлова, яркий пример художественного типа – Л.Н. Толстой;

- *мыслительный тип* характеризуется резким превалированием деятельности второй сигнальной системы над деятельностью первой сигнальной системы, которая у них развита не хуже, чем у людей среднего типа. Здесь доминирует словесно-логическое (отвлеченно-словесное) мышление над образным. Люди данного типа оперируют абстрактными понятиями, а ведущими для них являются стимулы второй сигнальной системы. Эти люди способны к глубокому познанию действительности, что дает им возможность теоретического предвидения, прогнозирования дальнейшего развития изучаемых явлений. Их отличает способность к логическому построению, отвлеченному мышлению. Мыслительный тип очень часто встречается среди выдающихся представителей точных, абстрактных наук, т.е. среди математиков и физиков;
- *средний тип* характеризуется относительной сбалансированностью деятельности первой и второй сигнальных систем действительности. Преобладающее число людей относится к среднему типу, т.е. обладает гармоничным сочетанием образно-эмоционального и отвлеченно-словесного мышления. И.П. Павлов говорил про этих людей, что у них работа обеих систем соединена в должной мере;
- *гениальный тип* – те редкие представители человеческого общества, которые имеют особое развитие одновременно первой и второй сигнальных систем. К ним И.П. Павлов относил гениальных личностей типа Леонардо да Винчи, способных одновременно и к художественному, и к научному творчеству.

Значение типа высшей нервной деятельности

Уже первые исследователи типологии ВНД подчеркивали важное значение различных свойств нервной системы для процессов адаптации человека и животных к различным фи-

зическим, биологическим и социальным факторам внешней среды. Развитие учения о свойствах ВНД способствовало появлению представления о различии индивидуумов по уровню адаптивности. Так, В.П. Казначеев предложил разделить всех людей по характеру протекания у них адаптивных процессов на «спринтеров» и «стайеров». У «спринтеров» адаптация развивается быстро, интенсивно, но при этом возникают лишь кратковременные адаптивные сдвиги, не позволяющие в полном объеме приспособиться к изменившимся условиям внешней среды. У «стайеров» адаптация развивается относительно медленно, но при этом уровень адаптации позволяет более успешно приспособиться к факторам внешней среды.

Важным в практическом отношении является оценка свойств нервной системы у детей, приступающих к школьному обучению, так как полученные данные позволяют прогнозировать успешность освоения школьной программы и дают возможность избрать наиболее адекватную образовательную технологию. Например, при одинаковых средних способностях школьник с сильной нервной системой может добиться отличных результатов на экзамене, развив очень высокую работоспособность только в последней четверти, в то время как школьник со слабой нервной системой может достичь таких же результатов на экзаменах, лишь систематически работая над учебным материалом на протяжении всего года. Школьник с инертными нервными процессами затрачивает на изучение нового материала значительно больше времени, чем школьник, у которого нервные процессы лабильны. Но зато первый школьник будет знать материал дольше, а на его повторение затратит меньше времени, чем школьник с подвижными нервными процессами, обычно схватывающий материал на лету, но также быстро теряющий его из памяти.

Слабый тип ВНД не является патологией центральной нервной системы. У человека со слабым типом ВНД также есть определенные достоинства по сравнению с представителями сильных типов ВНД. Так, люди, относящиеся к слабому типу ВНД, хотя и обладают более низким уровнем работоспособности, но они более чувствительны к педагогическим воздействиям, прочность запоминания материала у них выше, чем у холериков. Вот почему знание типов ВНД помогает педагогу более правильно строить и проводить образовательный

процесс с учетом индивидуальных особенностей каждого ученика.

Многие исследователи полагают, что в обычной жизни за счет высокой пластичности нервной системы все «недостатки», присущие данному типу ВНД, затушеваны, скрыты. Истинный тип ВНД проявляется в экстремальных, критических ситуациях.

Учение о типах ВНД имеет важное значение для профессионального отбора. Есть целый ряд профессий, которым «противопоказано» наличие определенности типа ВНД. Например, конвейерное производство сравнительно легко переносят меланхолики, в то время как люди с холерическим темпераментом не выдерживают работы в этих условиях.

Тестовые задания

1. Высшая нервная деятельность представляет собой:
а) совокупность безусловных рефлексов;
б) совокупность условных рефлексов;
в) первую сигнальную систему;
г) вторую сигнальную систему.

2. Учение о физиологии высшей нервной деятельности человека и животных создал:
а) И.М. Сеченов;
б) И.П. Павлов;
в) И.И. Мечников;
г) Н.И. Лунин.

3. И.П. Павлов полагал, что высшая нервная деятельность:
а) обеспечивает целесообразность поведения в меняющихся условиях жизни;
б) осуществляет рефлекторную регуляцию и взаимодействие частей организма;
в) поддерживает жизнедеятельность организма;
г) поддерживает постоянство внутренней среды организма.

4. С уровнем работоспособности нервных клеток связана:
а) уравновешенность нервных процессов;
б) сила нервных процессов;
в) подвижность нервных процессов;
г) все вышеперечисленное.

5. Тип нервной системы, характеризующийся преобладанием процессов возбуждения над торможением, является:
а) сильным, неуравновешенным;
б) сильным, уравновешенным, подвижным;
в) слабым;
г) сильным, уравновешенным, инертным.

6. Дети этого типа ВНД внешне тихие, боязливые, робкие:
а) сангвинический;
б) холерический;
в) флегматический;
г) меланхолический.

7. Дети этого типа ВНД отличаются подвижностью, живостью, любознательностью и в то же время дисциплинированностью:
а) сангвинический тип;
б) холерический тип;
в) флегматический тип;
г) меланхолический тип.

8. Дети этого типа ВНД отличаются спокойным, хорошим поведением, трудолюбием, медлительностью движений:
а) сангвинический тип;
б) холерический тип;
в) флегматический тип;
г) меланхолический тип.

9. Учение о второй сигнальной системе разработал:
а) И.М. Сеченов;
б) И.П. Павлов;
в) И.И. Мечников;
г) Н.И. Лунин.

10. Преобладание деятельности второй сигнальной системы над деятельностью первой сигнальной системы характерно:
а) для холерического типа ВНД;
б) для художественного типа ВНД;
в) для мыслительного типа ВНД;
г) для среднего типа ВНД.

11. Укажите, каким особенностям нервной системы соответствует сангвинический темперамент:
а) сильный, уравновешенный, подвижный;
б) сильный, уравновешенный, инертный;
в) сильный, неуравновешенный, подвижный;
г) слабые процессы возбуждения и торможения.

12. Укажите, каким особенностям нервной системы соответствует меланхолический темперамент:
а) сильный, уравновешенный, подвижный;
б) сильный, уравновешенный, инертный;
в) сильный, неуравновешенный, подвижный;
г) слабые процессы возбуждения и торможения.

13. Укажите, каким особенностям нервной системы соответствует флегматический темперамент:
а) сильный, уравновешенный, подвижный;
б) сильный, уравновешенный, инертный;
в) сильный, неуравновешенный, подвижный;
г) слабые процессы возбуждения и торможения.

14. Укажите, каким особенностям нервной системы соответствует холерический темперамент:
а) сильный, уравновешенный, подвижный;
б) сильный, уравновешенный, инертный;
в) сильный, неуравновешенный, подвижный;
г) слабые процессы возбуждения и торможения.

Глава 13. ФИЗИОЛОГИЯ СНА И СНОВИДЕНИЙ

Человек всегда находится в одном из двух состояний – либо он бодрствует, либо спит. Человек не может бодрствовать бесконечно, не прерывая этот процесс сном, так же как и не может бесконечно спать. В среднем у взрослого здорового человека после 16–17-часового бодрствования наступает сон, а спустя 7–8 ч – бодрствование. Только так, тратя 1/3 часть жизни на сон, человек может жить долго, сохраняя до глубокой старости умственную и физическую работоспособность.

Виды сна

У человека и многих животных периоды естественного сна и бодрствования приурочены к суточной смене дня и ночи. Взрослый человек спит один раз в сутки, с 23–24 ч до 6–7 ч. Такой сон называется *монофазным*. Если же смена сна и бодрствования происходит несколько раз в сутки, сон называется *полифазным* (например, у детей первых трех лет жизни), в том числе *дифазным* (у детей в возрасте 3–7 лет). У ряда животных наблюдается также сезонный сон (спячка), обусловленный неблагоприятными для организма условиями среды: холод, засуха и т.д.

При нарушении механизмов сна и бодрствования может развиваться патологический сон. У одних людей это выражается появлением периодической спячки по типу сезонной спячки животных, у других сон затягивается на месяцы или годы (летаргический сон), у некоторых людей наблюдается нарколепсия, которая проявляется приступами дневной сонливости или нарушениями ночного сна, например снохождением, или лунатизмом.

Кроме естественного сна существуют различные виды искусственного сна:

• медикаментозный – вызывается введением в организм снотворных веществ;

• наркотический – вызывается введением в организм наркотических веществ;

• электронаркоз – вызывается воздействием слабого электрического тока на мозг;

• гипнотический – вызывается с помощью словесного внушения и специальных пассов.

Наличие искусственного сна показывает, что механизмы, ответственные за смену сна и бодрствования, а также обеспечивающие сонное состояние, с одной стороны, весьма чувствительны к химическим воздействиям извне, а с другой – могут управляться нашим сознанием.

В целом классификация сна выглядит следующим образом:

• естественный, в том числе ежесуточный (монофазный или полифазный) и сезонный;

• патологический (инсомнии, гиперсомнии и парасомнии);

• искусственный (медикаментозный сон, наркоз, электронаркоз, гипноз).

Стадии и фазы естественного сна человека

Сон человека имеет правильную циклическую организацию. Электроэнцефалографический анализ ночного сна, который длится у взрослого человека в среднем 7–8 ч, позволяет выделить пять стадий сна. Первые четыре относят к медленной фазе сна (первые две стадии называют фазой засыпания), а пятую стадию – к быстрой фазе сна. Медленную фазу сна принято называть медленным (ортодоксальным) сном, а быструю фазу сна – быстрым (парадоксальным) сном. Средняя продолжительность стадий сна (в процентах от общей длительности ночного сна) такова:

• первая стадия (стадия дремоты, или засыпания) – 5–10%;

• вторая стадия (стадия сонных веретен, или неглубокий, поверхностный сон) – 40–50%;

• третья стадия (дельта-сон) – 12–15%;

• четвертая стадия (дельта-сон) – 8–12% (вместе обе эти стадии – 20–25%);

• пятая стадия (быстрый сон) – 17–25%.

Первая стадия является переходной от состояния бодрствования ко сну. Ее длительность не больше 10–15 мин. В поведении эта стадия соответствует периоду дремоты с полусонными мечтаниями и сноподобными галлюцинациями. В эту стадию могут интуитивно появляться идеи, способствующие успешному решению той или иной проблемы.

Вторая – третья стадии занимают достаточно много времени. Наиболее яркой чертой является наличие в ЭЭГ «сонных веретен». С их появлением происходит отключение сознания, а в паузы между веретенами человека легко разбудить.

Четвертая стадия характеризуется преобладанием в ЭЭГ медленных дельта-колебаний с частотой 2 Гц, занимающих более 50% ночного сна. Третья и четвертая стадии составляют основу медленного сна (дельта-сна). Эти стадии, особенно четвертая, – наиболее глубокие стадии сна, характеризуются наивысшим порогом пробуждения и самым сильным отключением от внешнего мира, т.е. разбудить человека достаточно трудно. При пробуждении человек с трудом ориентируется, в наибольшей степени компрессирует время (недооценивает длительность предшествующего сна). Дельта-сон преобладает в первую половину ночи. Именно в это время возникают около 80% сновидений, возможны приступы лунатизма и ночные кошмары, однако человек почти ничего из этого не помнит.

На протяжении всех четырех стадий медленного сна тонус скелетной мускулатуры прогрессивно падает; при этом человек способен длительно сохранять определенную позу тела. Однако тонус мышц, закрывающих веки, а также кольцевых мускулов, запирающих мочевой пузырь и прямую кишку, в этот период повышен. По мере погружения в сон замедляется работа сердца, уменьшается объем циркулирующей крови, урежается частота дыхания, хотя имеет место избыточное кровенаполнение легочных сосудов. В целом в фазу медленного сна ритмы сердца и дыхания становятся более равномерными. В этот период сужаются зрачки, розовеет кожа, усиливается потоотделение, снижаются слюноотделение, уменьшаются секреторная и двигательная активность пищеварительного тракта, падает интенсивность мочеобразования. Температура тела по мере углубления медленного сна снижается в среднем на 0,5 °С; в конечном итоге за весь период ночного сна температура тела у женщин падает до 35,6 °С, а у мужчин до 34,9 °С; при пробуждении она восстанавливается. Однако несмотря на снижение уровня обмена веществ во время фазы

медленного сна активизируются процессы восстановления работоспособности всех клеток организма, интенсивно идет их размножение, происходит замена белков. В течение всей ночи у человека активизируется рост волос и ногтей. Все это связано с тем, что во время медленного сна возрастает секреция гормона роста, стимулирующего тканевый обмен.

Пятая стадия характеризуется наличием на ЭЭГ быстрых колебаний электрической активности, близких по значению к β-волнам. Это напоминает состояние бодрствования. Вместе с тем человек находится в полной неподвижности вследствие резкого падения мышечного тонуса (при наличии мышечных подергиваний в отдельных группах мышц). Однако глазные яблоки под сомкнутыми веками периодически совершают быстрые движения (5–50 раз). Если разбудить спящего во время быстрого сна, то приблизительно в 90% случаев можно услышать рассказ о ярком сновидении, причем точность деталей будет существенно выше, чем при пробуждении из медленного сна. У слепых от рождения людей, которым снятся только звуки и ощущения, быстрые движения глаз во время данной стадии отсутствуют.

Помимо указанных признаков наблюдаются:

- мощная активация вегетатики («вегетативная буря»);
- усиление секреции гормонов коры надпочечников, в том числе глюкокортикоидов (как в период бодрствования при наличии стресса);
- усиление мозгового кровотока;
- изменение частоты сердечных сокращений (от тахикардии к брадикардии);
- различные формы аритмий;
- эпизодические подъемы и падения кровяного давления;
- изменение дыхания (появление серий частых вдохов-выдохов с последующей паузой вплоть до длительной остановки дыхания).

Полагают, что сочетание этих факторов может привести к внезапной смерти во время сна, например за счет остановки дыхания при появлении ночного кошмара. В то же время секреторная и моторная активность пищеварительного тракта практически отсутствует. Для стадии быстрого сна характерно наличие эрекции полового члена и клитора; данная реакция наблюдается с момента рождения. В этой связи полагают, что отсутствие эрекции у взрослого человека во время быстрого сна свидетельствует об органических поражениях головного

мозга, а отсутствие ее у детей является одним из признаков нарушения сексуального поведения во взрослом состоянии.

Ночной сон обычно состоит из 4–6 циклов. Каждый цикл длится примерно 60–100 мин. Он начинается фазой медленного сна, которая спустя 50–70 мин сменяется на 10–20 мин фазой быстрого сна, после чего вновь наступает фаза медленного сна и т.д. В отличие от многих животных человек не просыпается после каждого цикла сна. В первых двух циклах преобладает медленный сон, в последних – быстрый сон. Глубина сна при этом постепенно уменьшается. Продолжительность медленного сна составляет 75–80%, а быстрого – 15–25% от общей продолжительности ночного сна. У взрослого человека на долю медленного сна приходится 6,5 ч, а на фазу быстрого сна – 1,5 ч. У новорожденного на долю быстрого сна приходится 50–80% от общей длительности сна.

Ранее считалось, что сон необходим для «отдыха» нейронов головного мозга и поэтому он должен характеризоваться снижением активности нейронов мозга в этот период. Однако исследования электрической активности отдельных нейронов мозга показали, что во время сна в целом не происходит уменьшения средней частоты активности нейронов по сравнению с состоянием спокойного бодрствования. В быстром же сне спонтанная активность нейронов может быть даже выше, чем при напряженном бодрствовании! Во время сна обменные процессы в коре больших полушарий не падают (фаза медленного сна), как можно было бы ожидать, а, наоборот, возрастают (в фазу быстрого сна), в результате чего мозг спящего человека потребляет примерно на 10% больше кислорода, чем мозг бодрствующего человека. Таким образом, можно утверждать, что мозг активен во время сна, хотя эта активность качественно иная, чем при бодрствовании, и в разных стадиях сна имеет свою специфику.

Одновременно с этими процессами кора больших полушарий во время всех стадий сна, как правило, прекращает контакт с окружающей средой за счет «выключения» основных сенсорных систем, связывающих организм с внешним миром. Пороги всех видов чувствительности (зрение, слух, вкус, обоняние и осязание) во сне возрастают. По величине порога можно судить о глубине сна. Во время первых четырех стадий пороги восприятия увеличиваются на 30–40%, в то время как в фазу быстрого сна – на 400%. Рефлекторная функция во время сна резко ослаблена. Условные рефлексы заторможены,

безусловные значительно понижены. При этом некоторые виды корковой деятельности и реакции на определенные раздражители могут сохраняться во время нормального периодического сна. Например, спящая мать слышит звуки движений больного ребенка. Такое явление получило название частичного бодрствования, что объясняется наличием «сторожевых» пунктов в коре больших полушарий.

Возрастные нормы потребности человека во сне

Потребность во сне относится к важнейшим витальным потребностям организма. Она зависит от возраста. Так, общая продолжительность сна составляет:

- у новорожденных – 20–23 ч в сутки;
- в возрасте от 6 месяцев до 1 года – около 18 ч;
- в возрасте от 2 до 4 лет – около 16 ч;
- в возрасте от 4 до 8 лет – 12 ч;
- в возрасте от 8 до 12 лет – 10 ч;
- в возрасте от 12 до 16 лет – 9 ч.

По мере взросления изменяется соотношение фаз внутри цикла сна – сокращается быстрый сон и относительно возрастает медленный сон, к 14 годам цикл сна достигает 90 мин.

Взрослые спят в среднем 7–8 ч в сутки. Некоторые люди постоянно спят на 1–2 ч меньше. Историки сообщают, например, что Наполеон, Эдисон и Черчилль имели короткий сон. Другие спят на 1–2 ч больше. Среди великих людей в этом списке был и А. Эйнштейн.

Люди старше 60 лет, страдающие различными заболеваниями, спят менее 7 ч в сутки. В то же время практически здоровые люди этого возраста спят более 8 ч в сутки. При увеличении продолжительности сна у «малоспящих» пожилых людей наблюдается улучшение самочувствия. В среднем, после 70 лет люди спят по 11–13 ч. После 70 лет часто наблюдается невротическая бессонница – редуцируется медленный сон, он становится прерывистым, нарушаются циклы сна.

Недосыпание отражается на состоянии человека, являясь в значительной мере причиной аварий, катастроф и низкого уровня здоровья. Если длительность ночного сна уменьшена на 1,3–1,5 ч, то это сказывается на состоянии бдительности днем. Даже небольшое хроническое недосыпание на (1–2 ч)

чревато серьезными нарушениями в работе, если она постоянно требует высокого уровня внимания. Уже давно было показано, что потребность сна у молодежи составляет в среднем 8,5 ч за ночь. Продолжительность ночного сна в 7,2–7,4 ч является недостаточной, а сон менее 6,5 ч в течение длительного времени может подорвать здоровье. Эффект «накопления нехватки сна» полностью исчезает уже после первого 10-часового периода «восстановительного» сна.

Исследования показывают, что лишение сна в течение 3–5 суток вызывает непреодолимую потребность во сне, при этом у человека наблюдаются снижение скорости психических реакций и настроения, дезориентация в окружающей среде, резкое снижение умственной и физической работоспособности, нарушается результативность всех психических процессов и явлений – памяти, мышления, речи, внимания, воли. Появляются различные нарушения моторики (тремор и тики), галлюцинации. При более длительном лишении сна могут возникнуть психопатии и иные расстройства психики. Изменения вегетативных функций при длительной депривации сна невелики, отмечаются только небольшое понижение температуры тела и незначительные замедления пульса.

Функции медленного и быстрого сна

В настоящее время установлено, что сон в целом выполняет адаптивную функцию. Он необходим для восстановления тех процессов, которые лежат в основе обучения, восприятия и сознания.

Функциональное значение отдельных стадий сна различно. Во время медленного сна происходят восстановительные процессы в различных тканях и органах организма. В этот же период совершаются в основном и ростовые процессы, так как содержание в крови соматотропного гормона гипофиза (гормон роста) в данной фазе наиболее высоко. Многие считают, что в коре больших полушарий во время медленного сна происходит упорядочение информации, накопленной во время бодрствования, в том числе перевод информации из блоков кратковременной памяти в блоки долговременной памяти. Консолидация осуществляется намного легче и эффективнее, так как в этот период ограничен приток сенсорной информации из среды. В процессе перевода информации из блоков

кратковременной памяти в блоки долговременной памяти часть информации, не имеющей биологической значимости, вытесняется, что приводит к снижению информационной перегруженности мозга. Предполагается, что хаотичность и обрывочность вытесняемой информации отражаются при медленном сне в ночных кошмарах – тягостных эмоциональных переживаниях, не имеющих смысловой нагрузки.

Во время медленного сна происходит восстановление деятельности соматических органов, что способствует восстановлению физической и умственной работоспособности. Этот процесс во время сна сопровождается мышечной релаксацией и приятными переживаниями. Во время медленного сна повышается синтез белковых макромолекул, которые в дальнейшем используются во время быстрого сна и в период бодрствования.

Во время быстрого сна осуществляется восстановление функций нейронов мозга. Предполагается также, что быстрый сон выполняет функцию «предохранительного клапана» в период ночного сна, позволяющего разряжаться избытку энергии, пока тело полностью лишено движения.

Согласно информационной теории быстрый сон способствует закреплению в памяти информации, полученной во время бодрствования. Об этом свидетельствуют различные данные. В частности, показано, что высокому уровню интеллектуального развития соответствует большая продолжительность быстрого сна.

Согласно гипотезе В. Ротенберга и В. Аршавского быстрый сон необходим для осуществления поисковой активности, задачей которой является компенсация состояния отказа от поиска в бодрствовании. Например, у человека попадание в новую, незнакомую обстановку повышает готовность к активному реагированию на неожиданности, усиливает ориентировочно-исследовательское поведение. Такая ситуация приводит к уменьшению доли быстрого сна в общей структуре сна.

Природа и функциональное значение сновидений

Все взрослые люди каждую ночь во время быстрого сна и частично во время медленного сна видят сновидения – не менее 4–6 раз. Субъективная длительность сновидений со-

ответствует объективной длительности периода быстрого сна. Таким образом, суммарное время «просмотра» сновидений составляет 60–100 мин за ночь. Однако эти сновидения начинают достаточно быстро забываться, несмотря на продолжение длительного эпизода быстрого сна. Вот почему мы далеко не всегда можем вспомнить все подробности увиденного во сне. Некоторые люди утверждают, что они вообще не видят сны. На самом деле они не все могут их вспомнить после пробуждения. Это зависит от момента пробуждения, интенсивности и эмоциональной насыщенности сновидений, их необычности, а также от индивидуальных особенностей процессов памяти. В ряде случаев быстрое забывание содержания сновидений является механизмом психологической защиты.

У большинства людей отчеты о сновидениях в быстром сне более яркие, более сложные и фантастичные, более эмоционально окрашенные по сравнению со сновидениями в медленном сне, где преобладают рациональные и реалистические элементы, сходные с мышлением в бодрствовании. Главное же различие заключается в продолжительности сновидений – сновидения в быстром сне более длительны. Возможно поэтому при пробуждении в период быстрого сна сновидения лучше запоминаются.

Практически в 100% случаев сновидения включают в себя зрительные раздражители – образы, сцены. Слуховые раздражители проявляются примерно в 10% сновидений – оклик человека по имени, очень краткий разговор. Вкусовые и обонятельные раздражители в сновидениях почти не отображаются.

Цветные сновидения чаще видят люди с художественным типом ВНД, черно-белые сновидения – люди с мыслительным типом ВНД. Независимо от типа ВНД цветные сновидения чаще испытывают люди, спящие на правом боку. При положительном эмоциональном статусе или же в уравновешенном психическом состоянии в цветных сновидениях преобладают мягкие, нежные краски, полутона. При отрицательных эмоциях сновидения окрашены в красные тона, при черно-белых сновидениях черный цвет приобретает очень интенсивную выраженность.

В сновидениях могут присутствовать реальные и необычные, фантастичные картины. И.М. Сеченов назвал сновидения «небывалыми комбинациями бывалых впечатлений». Любое воздействие может послужить поводом для развертывания целостной картины сновидения.

Анализ содержания сновидений показывает его прямую связь с отображением в мозге человека его реального окружения, с условиями деятельности человека во время бодрствования, с биологической значимостью получаемой сенсорной информации. Содержание сновидений во многом зависит от типа ВНД, эмоционального статуса, уровня половых гормонов, состояния физического и психического здоровья. События и ситуации, отражаемые в сновидениях, иногда могут охватывать очень большие периоды в жизни человека (это особенно ярко проявляется у людей, длительное время находящихся в стрессовой ситуации).

Сны слепых от рождения людей или утративших зрение в возрасте до 5 лет не содержат зрительные образы, а сны глухих людей не содержат слуховых ощущений, но богаты зрительными образами. Сновидения голодных людей постоянно сопровождаются картинами пиршеств, приемов пищи. При долговременном половом воздержании в сновидениях присутствуют элементы сексуального характера. Сновидения у мужчин и женщин различаются. Как правило, в сновидениях мужчины более агрессивны, в то время как у женщин в содержании сновидений большое место занимают сексуальные компоненты.

О природе сновидений задумывается каждый человек. В древности сновидения рассматривались как врата в иные миры. В Древней Греции сновидения играли руководящую роль даже при выработке законов. Огромное значение приобретали «вещие сны», предсказывающие развитие будущих событий. Однако уже Аристотель учил, что сновидения – это не «язык богов», а явления, вытекающие из самой сущности человеческого духа, которые представляют собой результат особой деятельности мозга человека, его органов чувств.

Впервые систематические исследования роли сновидений предпринял основоположник психоанализа З. Фрейд. Он попытался доказать, что сновидения возникают на основе неудовлетворенных потребностей организма и служат способом удовлетворения общих для всех индивидуумов биологических мотивов – мотивов враждебности, сексуальности, голода. В этом ключе З. Фрейд рассматривал сновидения как особый и важный язык мозга. Он полагал, что сновидения являются продуктом нашей собственной психической активности.

При этом З. Фрейд предположил, что сновидения содержат не только явный, очевидный смысл, который можно изложить в пересказе, но и скрытый, неявный, который невозможно сразу осознать или уяснить. Чтобы понять этот второй смысл, необходима дополнительная информация о личности того, кто видел этот сон.

Согласно И.П. Павлову, сновидения являются результатом неопределенных сцепок возбуждения в сторожевых пунктах коры, что характеризует их фантастичность, но в то же время и лишает сновидения какой-либо информативной значимости для субъекта и психоаналитика.

Современные представления о природе сновидений и их функциональной роли

Взгляды З. Фрейда во многом составляют основу современных представлений о функциональной роли сновидений. Большинство исследователей полагают, что сновидения возникают в период быстрого сна и их содержание представляет собой результат психических процессов (мышления), проходящих на бессознательном уровне (преимущественно в правом полушарии). При этом основное содержание сновидений отражает попытку решения актуальных для субъекта проблем с помощью образного мышления. В образах сновидений, в их взаимодействиях между собой бессознательное мышление доводит до сознания наиболее приемлемые формы поведенческих актов и пути их осуществления, которые могут быть использованы во время бодрствования для удовлетворения данной потребности. Следовательно, процессы, протекающие в период быстрого сна и частично отражаемые в сновидениях, являются способом удовлетворения неудовлетворенных в период бодрствования потребностей – биологических, социальных и идеальных. Таким образом, во время стадии быстрого сна с помощью психических процессов, отражающихся частично в сновидениях, осуществляется психологическая защита личности от неразрешенных конфликтов, или эмоциональная стабилизация.

Существует ряд примеров, подтверждающих «охранную» функцию сновидений.

Общая продолжительность сна изменяется за счет укорочения или удлинения фазы быстрого сна. В условиях полного

комфорта, т.е. почти полного удовлетворения своих потребностей, продолжительность фазы быстрого сна минимальна и при этом почти никогда не возникают сновидения. И, наоборот, у человека, активно ищущего выход из стрессовой ситуации, потребность в быстром сне и сновидениях наиболее велика. Эти факты служат доказательством значения процессов, протекающих во время быстрого сна (и отражающихся в сновидениях), как важного фактора адаптивной деятельности человека.

Еще одно доказательство – это часто встречающиеся жизненные ситуации, когда настойчивые попытки решения какого-либо вопроса в состоянии бодрствования оканчиваются безрезультатно, но сразу же после пробуждения новые пути решения этого же вопроса вырисовываются совершенно отчетливо. Возникшее новое решение задачи является результатом активных поисков выхода из тупика, совершаемых на бессознательном уровне корой головного мозга. Примеров подобного решения задач много, в том числе взятых на основе автобиографических сведений выдающихся ученых, писателей, поэтов. Так, во время сна Д.И. Менделеев определил порядок расположения элементов в его периодической системе, что долго не удавалось ему во время бодрствования. Известный химик Ф. Кекуле во сне нашел формулу строения гетероцикла бензола, представившуюся ему в сновидении в виде дракона, кусающего свой собственный хвост. А. Грибоедов сложил во сне план своей бессмертной комедии «Горе от ума», А.С. Пушкин многие свои стихотворения записывал набело после утреннего пробуждения. Рафаэлю в сновидениях явился образ знаменитой Мадонны, итальянский композитор Тартини увидел во сне играющего на скрипке черта и по пробуждению записал услышанную им во сне музыку – так была создана сложнейшая по исполнению соната «Дьявольские трели».

Приведенные примеры позволяют считать, что сновидения являются результатом осуществления во сне неосознаваемого мышления, направленного на удовлетворение имеющихся у человека различных потребностей, что способствует более гармоничной адаптации организма к условиям окружающей среды. Поэтому анализ сновидений позволяет врачу-психотерапевту поставить правильный диагноз и найти путь к лечению больного.

Активные теории сна

Научное исследование физиологических механизмов сна началось с середины XIX в. К настоящему времени создано много различных теорий, которые можно свести в две основные группы. К первой группе относятся *гуморальные теории сна*, связывающие возникновение сна с накоплением в крови организма определенных химических веществ – *гипнотоксинов*. Однако работами П.К. Анохина и сотрудников было доказано, что гуморальные факторы играют второстепенную роль. В наблюдениях за сросшимися сиамскими близнецами, обладавшими только общим кровообращением, было обнаружено, что сон у них наступает неодновременно. Один близнец может спать, а другой – бодрствовать. Если бы главной причиной возникновения сна было накопление в крови гипногенных веществ, т.е. веществ, вызывающих сон, то оба сиамских близнеца спали бы одновременно.

Большей популярностью к настоящему времени пользуются теории, объясняющие возникновение сна изменениями в деятельности нервной системы.

Среди этих неврогенных теорий особое значение имела *кортикальная теория* И.П. Павлова. Изучение процессов торможения в коре головного мозга позволило ему высказать предположение, что сон также является разновидностью тормозного процесса, распространившегося «сплошь на всю массу полушарий и на лежащие ниже отделы головного мозга». Согласно взглядам ученого, сон представляет собой «охранительное торможение» и защищает корковые клетки от чрезмерного утомления. Этот тип сна был назван И.П. Павловым активным, так как его возникновение связано с действием тормозных условных раздражителей.

В отличие от активного сна возможно возникновение сна и при резком ограничении потока афферентных нервных импульсов в кору головного мозга. Такой тип сна был назван И.П. Павловым пассивным. Например, помещение человека в темную звукоизолированную комнату при ограничении других раздражителей приводит к возникновению сонного состояния. Открытие активирующих и тормозных функций ретикулярной формации и других подкорковых отделов головного мозга, а также широкое применение электрофизиологических методов при изучении механизмов сна привели к значительным изменениям основных положений павловской теории сна.

Основные виды нарушения сна

Причин, вызывающих нарушения сна, достаточно много: недостаточность мозгового кровообращения, различные мозговые травмы, развитие опухолей мозга, эндокринные, инфекционные, психические заболевания, а также многочисленные неврозы, вызываемые стрессами, нерациональной организацией жизнедеятельности и другими причинами.

Согласно классификации международной ассоциации центров по изучению сна (1979) имеется четыре основных варианта нарушений сна:

- диссомния;
- гиперсомния;
- нарушение цикла «сон – бодрствование»;
- различные другие нарушения, связанные со сном (инсомнии, парасомнии и др.).

Диссомнии – нарушения засыпания и продолжительности сна. При нарушениях сна, особенно при нарушениях засыпания, глубины и продолжительности сна, необходимо найти основную причину, вызывающую это состояние, и, по возможности, убрать ее (например, нормализовать цикл «активность – покой»). Чем рациональнее организован период бодрствования, тем лучше протекает сон. Если таким образом не удается нормализовать сон, то возможна медикаментозная его регуляция.

Гиперсомнии, или **патологическая (непреодолимая) сонливость** – чрезмерная длительность сна. Могут проявляться эпизодически. Их называют *параксизмальными гиперсомниями.* Среди них выделяют нарколепсию (дневное засыпание, каталепсию, галлюцинации). Гиперсомнии могут наблюдаться при неврозах, некоторых инфекционных заболеваниях, эндогенных психических и эндокринных заболеваниях. В эту категорию входят летаргический сон, при котором человек в течение нескольких дней или нескольких лет лишен возможности бодрствовать. Он возникает как реакция на сильную эмоциональную травму или при вирусном поражении отдельных компонентов активирующей системы мозга.

Непреодолимый сон (как вариант гиперсомнии) может провоцироваться условиями, в которых совершается профессиональная или бытовая деятельность человека. Такая ситуация возникает во время пассивной езды на транспорте, при выполнении монотонной работы, а также при управлении раз-

личными транспортными средствами – автомобилем, троллейбусом, трамваем, электровозом, поездом метро, кораблем, самолетом, вертолетом. Непреодолимый сон может стать причиной трагедии.

Инсомнии – это нарушения засыпания (бессонница), глубины и продолжительности ночного сна. Инсомнии могут быть вызваны различными причинами:

- психофизиологическими (временными или постоянными);
- неврозами;
- эндокринными заболеваниями (сахарный диабет, гипертиреоз, гипотиреоз);
- органическими поражениями мозга (энцефалит, эпилепсия);
- заболеваниями внутренних органов;
- изменением привычного цикла «сон – бодрствование» (как вариант дезадаптации при переездах) и другими причинами.

Парасомнии – это необычные действия, наблюдающиеся во время ночного сна. Выделяют основные виды парасомнии:

- двигательные парасомнии – сомнамбулизм, говорение во сне;
- бруксизм (скрежетание зубами), ночные качания головой и туловищем, миоклония ног, ночной паралич;
- психические парасомнии – ночные кошмары, устрашающие сновидения;
- вегетативные парасомнии – ночной энурез, дыхательное апноэ, нарушение деятельности сердечно-сосудистой системы (инфаркты, стенокардии, инсульты);
- эпилептические припадки, связанные со сном.

Все эти явления рассматриваются как проявления невротического состояния. При нормализации состояния ВНД парасомнии проходят.

Сомнамбулия (снохождение, лунатизм) – явление снохождения, которое наблюдается в ночное время у некоторых людей в фазу медленного сна. Снохождение проявляется в том, что глубоко спящий человек выполняет сложные и исключительно точные по исполнению движения. Высокая возбудимость сенсорных систем позволяет такому человеку реагировать на очень слабые внешние сенсорные воздействия – он прекрасно видит в темноте, ощущает малейшие шорохи, самые слабые касания к поверхности кожных покровов. Пове-

дение человека во время приступа сомнамбулизма разнообразно. В самом легком случае человек может сесть в кровати, что-то пробормотать и снова заснуть (на ЭЭГ наблюдается картина глубокого дельта-сна). В других случаях сомнамбула встает, ходит, может одеться и выйти из дома (на ЭЭГ имеются признаки дремоты или даже бодрствования). При этом глаза у него обычно открыты, лицо маскообразное, он может давать односложные ответы на простые вопросы. Поведение сомнамбулы часто отражает специфику его профессии – портные могут шить, парикмахеры – подстригать воображаемых клиентов, продавцы – взвешивать товар. В этот период лунатик может писать стихи на родном и даже на иностранном языках (что для него невозможно во время бодрствования). Иногда деятельность сомнамбулы, рожденная какой-то затаенной мыслью, сформированной во время бодрствования, может оказаться опасной – лунатик способен нанести увечья когда-то обидевшему его человеку. Однако независимо от характера поведения во время приступа сомнамбулизма, во всех случаях утром сомнамбула ничего не помнит о происшедшем с ним ночью.

Предполагается, что сомнамбулизм вызывается уменьшением тормозного воздействия нейронов голубого ядра на функции двигательной коры.

Тестовые задания

1. Гипотеза о корково-подкорковых механизмах сна была предложена:
   а) И.П. Павловым;
   б) П.К. Анохиным;
   в) И.М. Сеченовым;
   г) С.П. Боткиным.

2. Гуморальная теория сна гласит, что:
   а) сон – это всегда активный процесс, связанный с деятельностью многих отделов головного мозга;
   б) в подкорковых отделах головного мозга обнаружен ряд нервных структур, принимающих участие в регуляции состояния бодрствования и сна;
   в) возникновение сна связано с накоплением в крови организма определенных химических веществ – гипнотоксинов;
   г) сон является разновидностью тормозного процесса, распространившегося «сплошь на всю массу полушарий и на лежащие ниже отделы головного мозга».

3. Сон, вызываемый с помощью словесного внушения, называется:
а) наркотическим;
б) электронаркозом;
в) гипнотическим;
г) медикаментозным.

4. Ортодоксальным сном принято называть:
а) быстрый сон;
б) медленный сон;
в) стадию дремоты;
г) поверхностный сон.

5. Ночной сон обычно состоит:
а) из 1–2 циклов;
б) из 3–4 циклов;
в) из 8–9 циклов;
г) из 4–6 циклов.

6. Общая продолжительность сна в возрасте от 12 до 16 лет составляет:
а) 16 ч;
б) 12 ч;
в) 9 ч;
г) 10 ч.

7. Нарушение засыпания, глубины медленного сна и продолжительности ночного сна называется:
а) диссомнией;
б) парасомнией;
в) сомнамбулией;
г) гиперсомнией.

8. Кортикальная теория сна была предложена:
а) И.П. Павловым;
б) П.К. Анохиным;
в) И.М. Сеченовым;
г) И.И. Мечниковым.

9. К центрам, регулирующим цикл сна, относятся:
а) ретикулярная формация среднего мозга;
б) неспецифические ядра таламуса, средняя часть варолиева моста;
в) отдельные участки коры больших полушарий;
г) вестибулярные ядра продолговатого мозга.

10. К активирующим структурам (центрам бодрствования) относятся:
а) отдельные участки коры больших полушарий;
б) хвостатое ядро, ретикулярная формация ствола мозга;
в) неспецифические ядра таламуса;
г) все вышеперечисленное.

11. В центр быстрого сна входят:
а) неспецифические ядра таламуса, средняя часть варолиева моста;

б) вестибулярные ядра продолговатого мозга, ретикулярная формация среднего мозга;
в) хвостатое ядро, ретикулярные структуры ствола мозга;
г) отдельные участки коры больших полушарий.

12. В центр медленного сна входят:
а) неспецифические ядра таламуса, средняя часть варолиева моста;
б) вестибулярные ядра продолговатого мозга, ретикулярная формация среднего мозга;
в) хвостатое ядро, ретикулярные структуры ствола мозга;
г) отдельные участки коры больших полушарий.

13. Гиперсомния – это:
а) нарушение цикла «сон – бодрствование»;
б) чрезмерная длительность сна;
в) нарушения засыпания и продолжительности сна;
г) все вышеперечисленное.

14. Явление снохождения, которое наблюдается в ночное время у некоторых людей в фазу медленного сна, называется:
а) сомнамбулией;
б) парасомнией;
в) гиперсомнией;
г) нарушением цикла «сон – бодрствование».

15. Укажите, какая стадия сна, как правило, сопровождается сновидениями:
а) первая фаза;
б) вторая фаза;
в) третья фаза;
г) парадоксальный сон;
д) медленный сон.

16. Процесс засыпания обусловлен преимущественно возбуждением:
а) серотонинергических нейронов ядер шва;
б) норадренергических нейронов голубого пятна;
в) нейронов восходящей ретикулярной формации ствола мозга;
г) переключающих ядер зрительного бугра.

17. К пробуждению приводит возбуждение:
а) серотонинергических нейронов ядер шва;
б) норадренергических нейронов голубого пятна;
в) нейронов восходящей ретикулярной формации ствола мозга;
г) переключающих ядер зрительного бугра.

18. Для первой фазы сна характерны следующие волны ЭЭГ:
а) быстрый β-ритм;
б) появление α-ритма;
в) появление единичных медленных высокоамплитудных волн;
г) высокоамплитудных θ-волн становится более 20%;
д) медленные волны сменяются β-ритмом.

19. Для второй фазы сна характерны следующие волны ЭЭГ:
а) быстрый β-ритм;
б) появление α-ритма;
в) появление единичных медленных высокоамплитудных волн;
г) высокоамплитудных θ-волн становится более 20%;
д) медленные волны сменяются β-ритмом.

20. Для медленной фазы сна характерны следующие волны ЭЭГ:
а) быстрый β-ритм;
б) появление α-ритма;
в) появление единичных медленных высокоамплитудных волн;
г) высокоамплитудных θ-волн становится более 20%;
д) медленные волны сменяются β-ритмом.

21. Для быстрого сна характерны следующие волны ЭЭГ:
а) быстрый β-ритм;
б) появление α-ритма;
в) появление единичных медленных высокоамплитудных волн;
г) высокоамплитудных θ-волн становится более 20%;
д) медленные волны сменяются β-ритмом.

22. Фаза медленного сна характеризуется:
а) почти полным отсутствием контакта организма с внешней средой и трудным пробуждением;
б) сохранением контакта с внешним миром, быстрым пробуждением;
в) повышенной чувствительностью к внешним раздражителям и быстрым пробуждением;
г) сохранением контакта с внешним миром и трудным пробуждением.

23. Медленный сон характеризуется:
а) появлением на ЭЭГ высокочастотных низкоамплитудных волн;
б) быстрыми движениями глаз;
в) медленной высокоамплитудной активностью на ЭЭГ;
г) расслаблением скелетных мышц;
д) повышением тонуса парасимпатической нервной системы.

24. Парадоксальная фаза сна характеризуется:
а) появлением на ЭЭГ высокочастотных низкоамплитудных волн;
б) быстрыми движениями глаз;
в) медленной высокоамплитудной активностью на ЭЭГ;
г) расслаблением скелетных мышц;
д) повышением тонуса парасимпатической нервной системы.

25. К появлению парадоксального сна приводит возбуждение:
а) серотонинергических нейронов ядер шва (центр Гесса);
б) норадренергических нейронов голубого пятна моста;
в) нейронов восходящей ретикулярной формации ствола мозга;
г) переключающих ядер зрительного бугра.

Глава 14. МЕХАНИЗМЫ ПАМЯТИ

Память – процесс накопления, хранения и воспроизведения прошлого опыта. Память позволяет возобновить в сознании образы прошлого и воспроизвести прежде воспринятые явления, не действующие на человека в данный момент.

В отличие от представлений, которые воспроизводят лишь одиночные впечатления от пережитых восприятий и ощущений, память способна сохранять и воспроизводить несколько сложных событий. Без памяти невозможно обучение, сохранение опыта и закрепление вновь освоенных форм поведения.

Без способности к научению и памяти ни отдельная особь, ни вид в целом не могли бы выжить, поскольку оказалось бы невозможным как планирование успешных действий, так и преднамеренное избегание ошибок. В то же время большинство накопленных сведений со временем забывается. Без таких механизмов отбора и забывания информации мы были бы «затоплены» ее непрерывным потоком: результаты стали бы такими же катастрофическими, как и отсутствие способности к научению и памяти.

Существуют следующие классификации памяти:

- по формам восприятия информации (логически-смысловая и чувственно-образная; последняя подразделяется на модально-специфические виды – зрительную, слуховую, моторную);
- уровням усвоения (воспроизводящая и облегчающая);
- происхождению в фило- и онтогенезе (филогенетическая – инстинкты и онтогенетическая);
- длительности хранения информации:
  - мгновенная память – отпечаток, энграмма внешних воздействий, отражающая явления последействия в анализаторах в виде ощущений;
  - кратковременная память, основой которой являются электрофизиологические процессы;
  - долговременная память – хранение информации в виде структурных и биохимических изменений в нейронах головного мозга.

Характеристика видов памяти

Биологическая память – это способность живых существ воспринимать воздействия извне, закреплять, а в последую-

щем воспроизводить, вызывая этим изменения функционального состояния организма. Память заключается в таких изменениях нервной системы, которые сохраняются в течение некоторого времени и существенно влияют на характер протекания рефлекторных реакций.

Биологическая память делится:

- на генетическую, носителем которой является нуклеиновая кислота;
- иммунологическую, носителем которой являются антитела;
- нейрологическую.

Последняя подразделяется на сенсорную, краткосрочную, промежуточную и долгосрочную.

Сенсорная память заключается в том, что после прекращения воздействия в клетках нервной системы сохраняются следы в течение 500 мс, а стирание следа происходит за 150 мс. Это зрительный образ при мигании, чтении, восприятии речи. На этом виде памяти основано слитное восприятие изображений в кино и на телевидении. Предполагают, что сенсорная память не зависит от воли человека и не может быть подвергнута сознательному контролю. Длительность хранения информации в сенсорной памяти спорна, так как существует группа людей-эйдетиков, у которых период сохранения зрительного образа достигает десятков минут.

Следующий за сенсорной памятью период, связанный с хранением информации, именуется ***краткосрочной памятью***. Объем ее установлен с помощью тестов Эббингауза – 7±2. Это означает, что при однократном чтении бессмысленных слов испытуемый повторяет их в этом объеме. Кратковременную память еще называют первичной, так как она заключается в мысленном повторении материала с целью запоминания его и использования.

Промежуточная память – переходный период от краткосрочной к долгосрочной памяти. Она длится минуты и часы и в ее основе лежит изменение структурных и ферментных белков клетки.

Долгосрочную память делят на вторичную и третичную. *Вторичная память* представляет собой взаимоотношения между отдельными элементами и явлениями, которые могут храниться от нескольких минут до нескольких лет. При длительном неиспользовании информация забывается. В *третичную память* входят навыки, постоянно сопровождающие

жизнь человека (способность к чтению и письму, профессиональные навыки), которые практически не забываются.

Кроме того, в 1975 г. И.С. Бериташвили разделил долгосрочную память на образную, эмоциональную, условно-рефлекторную и семантическую. *Образная память* сохраняет однажды воспринятый жизненно важный объект. *Эмоциональная память* воспроизводит ранее пережитое эмоциональное состояние при повторном воздействии раздражителей. Она обладает следующими особенностями: надмодальна (воспроизводится при любых воздействиях); формируется очень быстро, обычно с первого раза в отличие от условно-рефлекторной; характеризуется непроизвольностью запоминания и воспроизведения информации (обеспечивает пополнение подсознательной сферы человеческой психики). *Условно-рефлекторная память* проявляется в воспроизведении двигательных и секреторных реакций спустя длительное время после образования. *Словесно-логическая*, или *семантическая*, *память* образуется на словесные раздражители, обозначающие как внешние сигналы, так и внутренние переживания и свои собственные действия. В основе любого вида долговременной памяти лежат сортировка и выделение новой информации, а также долговременное хранение значимой для организма информации.

В основе кратко- и долговременной памяти лежат различные механизмы. Для кратковременной – это циркуляция импульсных потоков по замкнутым кругам нейронных цепей. В основе долговременной памяти лежат сложные процессы, связанные с активностью синтеза белковых молекул в клетках коры головного мозга. След памяти закрепляется на молекулах РНК и ДНК.

Физиологические и биохимические основы памяти

Изучение физиологических механизмов памяти тесно связано с развитием условно-рефлекторной теории, так как в конечном итоге формирование временных связей и есть процесс запоминания соотношений между безусловными и условными раздражителями.

В настоящее время все существующие гипотезы о биологических механизмах памяти можно разделить на две группы.

Сторонники первой считают, что в основе памяти лежит функциональная деятельность нейронных цепей – нейронная теория памяти. Сторонники второй полагают, что в основе памяти лежат происходящие в нейронах молекулярные превращения белковых и нуклеиновых молекул – биохимическая теория памяти.

Согласно ***нейронной теории*** (И. Апати, А. Бете, С. Рамони-Кахаль, А.А. Заварзин, Б.А. Лаврентьев) процессы запоминания и хранения информации связаны с циркуляцией нервных импульсов по нейронным цепям. Кодирование информации в таких нейронных цепях могло бы осуществляться изменением частоты нервных импульсов, их амплитуды и пространственного расположения.

Современные исследования показали, что подобный «реверберационный» механизм памяти может лежать лишь в основе краткосрочной памяти. Для такого заключения имеются следующие основания:

- воздействия, прерывающие циркуляцию нервных импульсов, не действуют на долговременную память (например, наркоз или потеря сознания в результате травмы);
- математические расчеты показывают, что возможное число «ревербераторных» нейронных групп мозга недостаточно для хранения всей информации, содержащейся в мозге.

Долговременную память могли бы обеспечивать изменения, происходящие в синаптических контактах между нейронами и облегчающие проведение нервных импульсов по только определенным нервным путям. Важное значение в длительном хранении информации имеют также увеличение синаптических связей и рост самих синапсов. В настоящее время существуют данные, свидетельствующие о том, что в синаптических контактах корковых нейронов при изменении их функционального состояния возникают синаптические выросты – шипики. Число и форма нейронных шипиков значительно изменяются в процессе обучения, что связано с накоплением информации. Есть все основания полагать, что высокое интеллектуальное развитие человека, непременным условием которого является наличие хорошей памяти, всегда характеризуется богатством синаптических связей его мозга.

Согласно ***биохимической теории памяти*** изменения в нейронных цепях мозга имеют значение в кратковременной и долговременной фиксации информации. В настоящее время в биологических механизмах памяти немалое место отводят

молекулярным изменениям белков и нуклеиновых кислот в нейронах. Показано, что нервные импульсы изменяют метаболизм нейронов, вызывая структурные изменения нуклеиновых кислот и прежде всего РНК.

Однако молекулы РНК существуют лишь десятки минут, поэтому в последние годы все больше исследователей считают местом длительного хранения информации молекулы ДНК, являющиеся наиболее долговечным и стабильным компонентом любой клетки. Доказательством такой возможности является существование *видовой памяти* – информации о строении организма и программах его развития, связанной именно с молекулами ДНК. Вполне вероятно, что ДНК является и субстратом индивидуальной памяти. Этот факт кажется еще более убедительным после открытия возможности путей передачи информации от РНК обратно к ДНК.

Роль нуклеиновых молекул в хранении информации подтверждают интересные опыты с «переносом памяти». В экспериментах было показано, что результаты обучения животных могут передаваться «необученным животным» с помощью экстракта РНК, извлеченной из мозга «обученных» особей.

Анализ современных данных, касающихся изучения нейронных и биохимических механизмов памяти, свидетельствует, что в основе памяти лежит функциональная деятельность нейронов. В результате этой деятельности происходят структурные изменения внутри самих нейронов, затрагивающие многие стороны их жизнедеятельности и вызывающие изменение структуры ДНК.

Формирование физиологических механизмов памяти человека определяется наследственными факторами и факторами среды, тесно взаимодействующими в процессе развития ребенка. Память, так же как и мышцы, можно и нужно тренировать. Многочисленные примеры из жизни показывают, что люди, профессия которых требует от них постоянной тренировки памяти, отличаются всегда хорошей и долго сохраняющейся памятью, например учителя, музыканты, артисты, ученые, политические деятели. Историки утверждают, что Ю. Цезарь и А. Македонский помнили имена и лица всех своих солдат. Итальянский композитор Ф. Бузони запоминал и мог воспроизвести почти все услышанные мелодии. Известный советский шахматист А. Алехин помнил десятки тысяч шахматных партий, сыгранных им и другими шахматистами.

Хорошая память является результатом напряженного и последовательного труда. Тренировать ее необходимо в течение всей своей жизни. Один из самых доступных и приятных способов тренировки памяти – это заучивание стихов. Достаточно заучивать ежедневно даже одно четверостишие, и через 2–3 года вы убедитесь в усилении вашей памяти. Особенно важное значение имеет подобный прием для развития памяти у детей и подростков, и в дошкольной и школьной практике его необходимо постоянно использовать.

Роль отдельных структур мозга в формировании памяти

В процессе обучения запоминание осуществляется с помощью различных структур мозга, включающих два уровня:

- неспецифический (общемозговой) – стволовая ретикулярная формация, гипоталамус, ассоциативный таламус, гиппокамп и лобная кора;
- модально-специфический (региональный) – различные отделы новой коры больших полушарий.

Новая кора – основной субстрат модуляции памяти. Разрушение ее отдельных структур может вызвать расстройство памяти за счет нарушения разных процессов: либо запоминания, либо сохранения, либо воспроизведения. ***Височная кора*** участвует в запечатлении и хранении образной информации. При нарушении лобных долей отмечаются затруднения в организации действий, легкая отвлекаемость, склонность к повторным стереотипным реакциям на раздражители.

Значительная роль в механизмах памяти отводится ***гиппокампу.*** Он выступает первым пунктом конвергенции условных и безусловных стимулов. Гиппокамп, с одной стороны, играет роль селективного входного фильтра, выделяя насущные стимулы, подлежащие хранению в долговременной памяти, устраняя реакции на посторонние для данного момента стимулы. С другой стороны, гиппокамп извлекает из памяти следы под влиянием мотивационного возбуждения, т.е. участвует в фиксации и извлечении информации из памяти.

Ретикулярная формация оказывает активирующее влияние на структуры, участвующие в фиксации и воспроизведении следов памяти (энграмм). Она также непосредственно включается в процессы формирования энграмм. Угнетение

ее функций сопровождается нарушением процесса консолидации.

Таламокортикальная система способствует организации кратковременной памяти, при нарушении дорсомедиального и вентролатерального ядер таламической области затрудняется усвоение нового материала и сохранение ранее заученной информации. Влияние указанных ядер связывают с ослаблением их активирующего воздействия на лобные отделы коры. В лобную кору основная информация поступает по двум путям: от сенсорных проекционных зон и через ассоциативные ядра таламуса. Оба потока импульсов в лобных долях обрабатываются и служат основой специфической и интегративной деятельности лобных долей, здесь формируются общие программы поведения.

Особенности памяти детей

У детей преобладает механическая наглядно-образная память, причем лучше запоминаются эмоционально яркие впечатления. В процессе овладения речью значительно возрастает способность к сложным смысловым ассоциациям, усвоению абстракций.

У детей память имеет свои особенности. Дети обычно связывают по случайному признаку отдаленные предметы или события, что и приводит к ошибкам памяти. Часто дети еще и фантазируют.

Детская память обладает фотографичностью. Взрослый, пропустив в сказке деталь или какую-либо подробность, тут же будет поправлен ребенком. Память у детей характеризуется непроизвольностью и задача взрослого сделать ее произвольной. Кроме того, необходимо, чтобы память приобрела готовность к запоминанию, т.е. ученик должен заранее знать, когда и как пригодится заученный материал.

Нарушения памяти

Расстройства памяти весьма многообразны и необязательно связаны с органическим поражением головного мозга; они могут наблюдаться при переутомлении, невротических состояниях, общей астенизации в результате перенесенных инфекций и т.д.

Полная потеря памяти называется ***амнезией***. При черепно-мозговых травмах может наблюдаться *ретроградная амнезия* – потеря памяти на события, связанные с данной травмой. Например, человек, попавший под машину, не помнит, как это произошло, хотя может рассказать о событиях, предшествующих несчастному случаю и следующих за ним. Значительно чаще встречается снижение памяти – *гипомнезия*. Особенно заметно это проявляется в школьном возрасте: дети (да и их родители) нередко жалуются на плохую память и связанную с ней низкую успеваемость. Все подобные случаи требуют детального анализа, так как плохая успеваемость может быть следствием и других причин, например чрезмерной отвлекаемости, утомляемости, отставания в психическом развитии и т.д. Особого внимания заслуживают случаи, когда память начинает прогрессивно ухудшаться. Конечно, здесь следует учитывать возрастающую сложность школьной программы, увеличение объема учебного материала. У некоторых людей встречается своеобразная неравномерность в процессах запоминания. Значительно лучше усваиваются, например, зрительные впечатления и плохо – слуховые или наоборот.

Существуют рациональные способы заучивания:

- отчетливо понимать заучиваемый материал, сознавать связь между отдельными его частями и логические переходы между ними;
- сопоставлять с ранее изучаемым материалом;
- постоянно подчеркивать различия между сходным материалом;
- составлять логический план;
- обеспечивать системность знания, что способствует прочности и надежности запоминания.

Рекомендации для дословного запоминания:

- заученный материал лучше повторять не сразу 10–15 раз, а распределить повторение во времени: повторить 2–3 раза, а потом после длительного перерыва еще 2–3 раза. Это меньше утомляет и способствует прочности запоминания;
- хорошо повторять материал перед сном, отдых коры головного мозга содействует лучшему усвоению знаний;
- небольшие стихотворения лучше заучивать целиком, а большие стихотворения разбивать на отрывки по 20–25 строк;
- лучше запоминается начальный и конечный материал, а середина обычно «проваливается»;

• при длительном заучивании необходимо менять месторасположение, так как новый материал ассоциируется с новым месторасположением;

• необходимо применять к памяти определенные требования, постоянно повышая их, иначе это может привести к «умственному застою»;

• большое значение имеет правильное чередование порядка приготовления уроков: похожие предметы нужно учесть друг за другом, ведь сходство материала только мешает запоминанию;

• целесообразно выучивать материал в тот день, когда его объяснили, а затем повторить накануне урока. Повторение играет важную роль.

Существуют и определенные закономерности припоминания:

• ребенок должен сам вспомнить, родители и учителя, немедленно подсказывающие, портят память ребенка;

• необходимо представить себе обстоятельства, при которых данный материал запоминался, вспомнить мысли или обстановку;

• для проверки правильности припоминания необходимо сопоставить материал с тем, который вы знаете досконально.

Известны люди с феноменальной памятью, воспроизводящие до 70 и более бессмысленных слов или чисел. Но такая память имеет свои недостатки, так как забывание происходит с большим трудом. Эта проблема может быть острой и мучительной, даже болезненной. При чтении книг каждая деталь в тексте вызывает обилие образов и уводит в сторону, поэтому такие люди обычно не бывают начитанными.

Нормальная память является более гибкой и оперативной, чрезмерное ее развитие отрицательно сказывается на мышлении. Необычные явления памяти сопровождаются болезненным состоянием, которое получило название *гипермнезии*. Оно заключается в припоминании того, что было неосознанно воспринято и в здоровом состоянии никогда не вспоминалось.

Установлено, что память улучшается под действием гипноза. *Гипнопедия* – это обучение во сне, но, с другой стороны, нарушение естественного сна является вредным для процессов жизнедеятельности.

К своеобразным нарушениям памяти относятся ощущения «уже виденного», когда человеку вдруг начинает казаться, что вся данная обстановка, действия, слова и лица когда-то в точ-

ности им переживались, что точно в такой же ситуации, во всех ее деталях он уже бывал. Встречается и обратное явление «никогда не виденного», когда какой-либо знакомый процесс ощущается словно впервые в жизни. Оба этих феномена могут наблюдаться и у здоровых людей, их связывают с возникновением раздражения в височной доле.

Тестовые задания

1. Процесс накопления, хранения и воспроизведения прошлого опыта называется:
а) эмоцией;
б) памятью;
в) мышлением;
г) волей.

2. По формам восприятия информации различают память:
а) филогенетическую и онтогенетическую;
б) кратковременную и долговременную;
в) логически-смысловую и чувственно-образную;
г) воспроизводящую и облегчающую.

3. Память, воспроизводящая ранее пережитое эмоциональное состояние при повторном воздействии раздражителей, называется:
а) эмоциональной;
б) образной;
в) словесно-логической;
г) условно-рефлекторной.

4. Память, образующаяся на словесные раздражители, обозначающие как внешние сигналы, так и внутренние переживания, называется:
а) эмоциональной;
б) образной;
в) словесно-логической;
г) условно-рефлекторной.

5. Память, сферой которой является запоминание чувственных образов предметов, явлений и их свойств, называется:
а) образной;
б) эйдетической;
в) логической;
г) эмоциональной.

6. Амнестическая афазия – это:
а) резкое нарушение способности запоминания;
б) выпадение из памяти названий предметов при сохранности представлений об их назначении;
в) полная утрата памяти;
г) расстройство схемы тела.

7. Резкое нарушение способности запоминания называется:
а) олигофренией;
б) амнестической афазией;
в) амнезией фиксации;
г) антероградной амнезией.

8. В запечатлении и хранении образной информации участвует:
а) височная кора;
б) ретикулярная формация;
в) таламокортикальная система;
г) мозговая кора.

9. Активирующее влияние на структуры, участвующие в фиксации и воспроизведении следов памяти, оказывает:
а) височная кора;
б) ретикулярная формация;
в) таламокортикальная система;
г) мозговая кора.

10. Организации кратковременной памяти способствует:
а) височная кора;
б) ретикулярная формация;
в) таламокортикальная система;
г) мозговая кора.

11. В основе нейронной теории памяти лежат:
а) циркуляция нервных импульсов;
б) структурные изменения РНК;
в) изменения в синаптических контактах;
г) наследственные факторы.

12. В основе биохимической теории памяти лежат:
а) циркуляция нервных импульсов;
б) структурные изменения РНК;
в) изменения в синаптических контактах;
г) наследственные факторы.

13. Наиболее типичным физиологическим механизмом сенсорной памяти являются(ется):
а) структурно-функциональные изменения синапсов;
б) реверберация импульсов по «нейронным ловушкам»;
в) ионные сдвиги в мембранах рецепторов и афферентных нейронах;
г) структурные перестройки нейронов;
д) функциональные изменения синапсов новообразованных нейронных цепей.

14. Наиболее типичным физиологическим механизмом кратковременной памяти являются(ется):
а) структурно-функциональные изменения синапсов;
б) реверберация импульсов по «нейронным ловушкам»;
в) ионные сдвиги в мембранах рецепторов и афферентных нейронах;

г) структурные перестройки нейронов;
д) функциональные изменения синапсов новообразованных нейронных цепей.

15. Наиболее типичными физиологическими механизмами долговременной памяти являются(ется):
а) структурно-функциональные изменения синапсов;
б) реверберация импульсов по «нейронным ловушкам»;
в) ионные сдвиги в мембранах рецепторов и афферентных нейронах;
г) структурные перестройки нейронов;
д) функциональные изменения синапсов новообразованных нейронных цепей.

16. Выберите неверный ответ. К рациональным способам заучивания относятся:
а) четкое понимание заучиваемого материала;
б) сопоставление с ранее изучаемым материалом;
в) повторение заученного материала сразу 10–15 раз;
г) составление логического плана;
д) систематическое повторение.

Глава 15. СТРЕСС

Основоположником учения о стрессе является Г. Селье (1907–1982), который будучи студентом Пражского университета опубликовал в 1926 г. первые наблюдения о больных, страдающих самыми разными соматическими недомоганиями. У всех таких больных наблюдались потеря аппетита, мышечная слабость, повышенное артериальное давление, утрата мотивации к достижениям цели. Он обозначил эти симптомы как «синдром просто болезни». Одновременно Г. Селье показал, что в организме у многих людей при болезни наблюдаются однообразные нарушения – изменения в коре надпочечников, истощение лимфоидной ткани, изъязвление желудка. Для обозначения совокупности всех неспецифических изменений внутри организма он ввел понятие «стресс».

В 1936 г. Г. Селье сформулировал свое представление о стрессе и одновременно ввел новое понятие – «синдром, вызываемый разными повреждающими агентами», или «общий адаптационный синдром», или «синдром биологического стресса».

Термин «стресс» взят из области физики, он отражает явление напряжения, давления или силы, прикладываемой к системе. В настоящее время существует сравнительно много различных определений стресса.

Стресс – это неспецифическая реакция организма на любое требование извне (Г. Селье, 1974).

Ученый считал, что стрессовая реакция представляет собой неспецифический набор психофизиологических изменений, который не зависит от природы фактора, провоцирующего стресс. Позднее, однако, было показано, что общая картина психологических реакций может быть весьма специфична. В ее формирование вносят свой вклад качественное своеобразие раздражителя, а также индивидуальные особенности организма.

Виды стресса

Различают стресс кратковременный и хронический. В случае ***кратковременного стресса*** в реакцию защиты вовлекаются уже имеющиеся программы реагирования и мобилизации ресурсов, причем это вовлечение кратковременно. При длительном воздействии стрессогенных факторов возможны два варианта. В первом случае происходят перестройки функциональных систем, ответственных за мобилизацию ресурсов. Причем нередко эти перестройки могут повлечь за собой тяжелые последствия для здоровья человека: сердечно-сосудистую патологию, заболевания желудочно-кишечного тракта и т.п. Во втором случае перестройки функциональных систем не происходит. При этом реакции на внешние воздействия носят преимущественно локальный характер.

В связи с особенностями раздражителя, вызывающего стресс, различают также физический и эмоциональный стресс. При наличии *физического стресса* имеет место защита организма от воздействия физических факторов (ожог, травма, сверхсильный шум). *Эмоциональный стресс* представляет собой защиту от психогенных факторов, вызывающих отрицательные эмоции. Часто термин «эмоциональный стресс» используют для обозначения тревоги, конфликта, эмоционального расстройства, переживания угрозы безопасности, неудачи и других эмоциональных состояний, которые развиваются у человека, когда он сталкивается с реальными психологически трудными ситуациями либо считает их психологически трудными или неразрешимыми.

Г. Селье ввел также понятия об эустрессе и дистрессе. ***Эустресс*** представляет собой защитную реакцию организма, ко-

торая протекает без существенных «потерь» для него, т.е. с минимальными затратами. ***Дистресс*** обозначает защитную реакцию организма, которая происходит с ущербом для организма, с ослаблением его возможностей.

На ранней стадии развития стресса, как правило, улучшаются общее самочувствие и состояние здоровья в целом. Однако, продолжая нарастать, стресс достигает своего апогея. Эту точку можно назвать оптимальным уровнем стресса, потому что если стресс возрастает и дальше, то он становится вредным для организма. Чем больше интенсивность стрессорного воздействия, тем выше вероятность перехода эустресса в дистресс.

Виды и общая характеристика стрессоров

Стрессоры – это все факторы внешней или внутренней среды, которые могут нарушать здоровье человека и наличие которых вызывает стресс-реакцию. Иначе говоря, стрессор – это стимул, вызывающий стрессовую реакцию.

Физический стресс возникает в результате воздействия раздражителя через какой-либо сенсорный или метаболический процесс. Например, удушье или слишком сильные физические нагрузки приобретают роль стрессоров, провоцирующих физический стресс.

Раздражитель может стать стрессором в результате его когнитивной интерпретации, т.е. значения, которое человек приписывает данному раздражителю, как это часто бывает при эмоциональном стрессе. Например, звук чужих шагов за спиной идущего по улице человека ночью на пустынной улице может оказаться сильным стрессором. Нередко эмоциональный стресс возникает в результате собственной позиции индивида. Человек реагирует на то, что его окружает, в соответствии со своей интерпретацией внешних стимулов, которая зависит от личностных особенностей, социального статуса, ролевого поведения и т.п.

Ряд раздражителей способен вызывать стрессовую реакцию в результате достаточно долгого их воздействия на человека.

Различают следующие виды стрессоров:

- вредные факторы окружающей среды (загазованность, высокий уровень радиации, неблагоприятный микроклимат);

- нарушение физиологических процессов при различных заболеваниях, независимо от их причины;
- необходимость ускоренной обработки информации, т.е. работа в условиях дефицита времени;
- работа в условиях риска для собственной жизни или жизни других людей;
- осознаваемая угроза жизни;
- изоляция и заключение;
- отсутствие контроля над событиями;
- отсутствие цели в жизни;
- депривация – отсутствие раздражителей.

Г. Селье утверждал, что на организм в любых условиях воздействуют стрессоры и поэтому стресс все время есть. Уровень физиологического стресса наиболее низок в минуты равнодушия, но он всегда выше нуля. Приятные и неприятные эмоциональные возбуждения сопровождаются возрастанием физиологического стресса.

Сущность реакции на стрессор заключается в активации всех систем организма, необходимых для преодоления «препятствия», для защиты организма от угрожающих и разрушающих воздействий различной модальности, как психических, так и физических, и возвращения организма к нормальным условиям существования. Следовательно, стресс – это нормальное явление в здоровом организме, выполняющее защитную, или адаптационную, функцию.

Механизмы стресса. В реализации адаптационных реакций организма, направленных на противодействие повреждающему агенту, участвуют различные механизмы, которые объединены под термином «стресс», или «общий адаптационный синдром». Механизмы, участвующие в этом процессе, называют стресс-реализующими системами. Механизмы, которые препятствуют развитию стресс-реакции или снижают побочные отрицательные эффекты стресс-реакции, – это стресс-лимитирующие системы, или системы естественной профилактики стресса (рис. 32).

Любому сенсорному раздражителю, достигающему мозговых структур, всегда и при всех условиях даются две оценки – объективная и субъективная, т.е. эмоциональная. В случае, если субъективная оценка говорит об угрозе, имеет негативную аффективную окраску (страх, гнев), то сенсорная информация приобретает роль триггера, автоматически запуская последовательность соответствующих физиологических реак-

Рис. 32. Механизмы формирования психологического стресса

ций, в том числе стресс-реакций. В случае, когда нет восприятия угрозы, стрессовой реакции не возникает.

Таким образом, стрессор – это фактор, интерпретация которого в мозге вызывает формирование негативной эмоциональной реакции. Очень важен характер оценки событий и различных воздействий человеком. Профилактика стресса во многом связана с обучением человека правильной оценке ситуации. В современном мире стрессовые реакции на психосоциальные стимулы являются не столько следствием самих раздражителей, сколько результатом их когнитивной интерпретации.

Общий адаптационный синдром

Сильное эмоциональное возбуждение вызывает прежде всего активацию высших вегетативных центров, в том числе задних ядер гипоталамуса и в целом активацию симпатической нервной системы. Это повышает функциональные воз-

можности сердечно-сосудистой и дыхательной систем, скелетных мышц. Одновременно, как показывают исследования последних лет, происходит повышение активности трофотропных ядер гипоталамуса, что увеличивает активность парасимпатической системы и тем самым обеспечивает высокие возможности восстановительных процессов, направленных на сохранение гомеостаза в организме.

Итак, активация симпатической и парасимпатической систем – это первый этап стресс-реакции.

Если стрессор продолжает действовать, а возможности симпатической системы из-за ограниченности запасов медиаторов не позволяют противодействовать ему, то тогда включается второй этап стресс-реакции. Он получил название реакции «битвы-бегства». Центральный орган этого этапа – мозговой слой надпочечников. Реакция «битвы-бегства» рассматривается как мобилизация организма, подготавливающая скелетную мускулатуру к активности в ответ на действие стрессора. Она позволяет организму либо бороться с угрозой, либо бежать от нее. Предполагается, что началом этой реакции служит возбуждение дорсомедиальной части миндалевидного ядра, т.е. одного из важнейших компонентов лимбической системы. Из миндалевидного ядра мощный поток импульсов направляется к ядрам гипоталамуса, оттуда импульсация направляется к грудному отделу спинного мозга, а затем к мозговому слою надпочечников. В ответ происходит выброс адреналина, в результате чего возрастает артериальное давление, увеличивается сердечный выброс, снижается кровоток в неработающих мышцах и органах, возрастает уровень свободных жирных кислот, холестерина, глюкозы. Продолжительность реакции «битвы-бегства» примерно в 10 раз больше, чем продолжительность первого этапа.

В целом, первые два этапа стресс-реакции называют симпато-адреналовой реакцией.

Однако если стрессор продолжает оказывать повреждающее воздействие, которое не компенсируется симпатоадреналовой реакцией, то наступает следующий этап в стресс-реакции – активация других эндокринных механизмов: адренокортикального, соматотропного и тиреоидного.

Адренокортикальный механизм стресса представляет собой центральное звено стресс-реакции, которое состоит в повышении продукции кортизола, гидрокортизона и других глюкокортикоидов. Цепь событий такова: неокортекс → сеп-

тально-гиппокампово-гипоталамический комплекс → выделение кортиколиберина гипоталамусом → выделение адренокортикотропного гормона → повышение продукции глюкокортикоидов и, частично, альдостерона. Глюкокортикоиды вызывают значительное повышение энергетических запасов, в том числе глюкозы и свободных жирных кислот. Однако чрезмерное выделение глюкокортикоидов приводит одновременно и к побочным нежелательным эффектам. В этом случае значительно снижается интенсивность иммунных процессов в организме, возрастает риск образования язв желудка и развития инфаркта миокарда (за счет спазма сосудов). Повышение продукции альдостерона, которое возникает при усиленном выбросе в кровь адренокортикотропного гормона, увеличивает реабсорбцию ионов Na^{+} и реабсорбцию воды в почечных канальцах, что, в свою очередь, приводит к росту артериального давления.

Одновременно с адренокортикальным механизмом активируется ***соматотропный механизм стресса*** (неокортекс → септально-гиппокампово-гипоталамическое возбуждение → выделение соматолиберина гипоталамусом → выделение соматотропного гормона аденогипофизом). Соматотропный гормон за счет высвобождения соматомедина повышает устойчивость клеток к инсулину, препятствуя входу глюкозы в мышечные клетки и гепатоциты, а также ускоряет мобилизацию накопленных в организме жиров. Все это приводит к повышению содержания в крови глюкозы и свободных жирных кислот.

Кроме того, происходит активация ***тиреоидного механизма стресса***, последовательноть событий которого такова: неокортекс → септально-гиппокампово-гипоталамическое возбуждение → тиролиберин гипоталамуса → тиреотропный гормон → тиреоидные гормоны щитовидной железы. Тиреоидные гормоны повышают чувствительность тканей к циркулирующим в крови катехоламинам, уровень энергообразования, активируют деятельность сердца, увеличивая его частоту и силу сокращений, а также артериальное давление.

Стадии стресса

Активация трех эндокринных механизмов (адренокортикального, соматотропного и тиреоидного) представляет собой

общий адаптационный синдром, или стресс-реакцию. Согласно Г. Селье, в этой реакции следует выделять три стадии: тревоги, резистентности и истощения, отражающие динамику ответа организма на длительно действующий стрессор.

Стадия тревоги представляет собой мобилизацию всех защитных механизмов организма, длится примерно 6–48 ч. Все три эндокринных механизма включаются в реакцию. Происходит выброс лимфоцитов из тимуса и лимфатических узлов, снижается образование эозинофилов, а в желудке могут образовываться язвы.

Стадия резистентности (***стадия сопротивления***, или ***устойчивости***) возникает в случае длительного действия стрессора. В этот период возрастает устойчивость организма к данному стрессору и другим агентам, т.е. возникает максимально высокий уровень сопротивляемости организма к действию вредоносных факторов. Наличие данной стадии означает существенный рост возможности организма поддерживать состояние гомеостаза в изменившихся условиях. В это время частично снижается продукция соматотропного и тиреоидных гормонов, но одновременно происходят гипертрофия коры надпочечников и существенное увеличение продукции глюкокортикоидов. Несмотря на действие стрессора имеет место сохранение гомеостаза организма, что и выражается в устойчивом его состоянии.

Стадия истощения представляет собой финальную стадию стресс-реакции. Она возникает при продолжающемся воздействии стрессора в условиях, при которых адаптивные механизмы, участвующие в поддержании стадии резистентности, исчерпают себя. В этот период существенно снижается эффективность воздействия глюкокортикоидов на органы-мишени, а также уменьшаются возможности синтеза глюкокортикоидов. Одновременно на финальной стадии вновь запускаются соматотропный и тиреоидный механизмы, тем самым организм возвращается к реакции тревоги. В стадии истощения резко снижается вероятность выживания организма.

Г. Селье подчеркивал, что ни один организм не может постоянно находиться в состоянии тревоги. Если агент настолько силен, что значительное воздействие его становится несовместимым с жизнью, организм погибает еще на стадии тревоги, в течение первых часов или дней. Если организм выживает, то за первоначальной реакцией обязательно следует

стадия резистентности, при которой имеет место сбалансированное расходование адаптационных резервов. Но поскольку адаптационные возможности не беспредельны, то при продолжающемся воздействии стрессора наступает третья стадия – истощение.

Итак, стресс-реализующие системы – это симпатическая система, мозговой и корковый слои надпочечников, продуцирующие адреналин, норадреналин, глюкокортикоиды, минералокортикоиды, аденогипофиз и щитовидная железа, которые секретируют соответственно соматотропный гормон и йодсодержащие гормоны.

Особенности проявления стресса в современных условиях

В жизни первобытного человека большинство стрессовых воздействий завершалось выраженной физической активностью организма, т.е. реакцией «борьбы-бегства». Реакцию, возникающую у современного человека при стрессе, в том числе при эмоциональном стрессе, нередко можно квалифицировать как неадекватное возбуждение примитивных защитных механизмов, когда организм активируется для физической деятельности. В условиях социальной регламентации поведения, как правило, нет места ни для борьбы, ни для бегства. Очевидно, что цивилизованный человек не может ударить своего оппонента, даже если абсолютно уверен в своей правоте. Поэтому в сегодняшнем мире стресс, нередко ограничиваясь только внутренними проявлениями, может приобретать затяжной характер. В этом случае у организма нет шансов нормализовать уже включившиеся механизмы стресс-реакции, хотя нервная система продолжает реагировать на стрессоры привычным для организма человека способом.

Все симптомы, вызванные стрессом, являются психосоматическими. Это значит, что в ответе на стресс принимают участие все системы – нервная, эндокринная, сердечно-сосудистая, желудочно-кишечная и т.д. Очень часто, особенно после продолжительного стресса, вследствие истощения всего организма наступает слабость. Как правило, стресс вызывает ухудшение деятельности самого «слабого» звена в организме, уже больного органа, например образование язвы желудка на фоне хронического гастрита. Ослабляя иммунную систему

организма, стресс повышает риск инфекционных заболеваний и опухолевого процесса. Наиболее часто стресс влияет на состояние сердечно-сосудистой и дыхательной систем. Так, показано, что при стрессе дыхание становится более частым. Если стресс длительный, то частое дыхание будет продолжаться до тех пор, пока не пересохнут слизистые поверхности носоглотки. Человек в этом случае чувствует боль в грудной клетке из-за спазма дыхательных мышц и диафрагмы. Вследствие ухудшения защитных функций слизистой оболочки носоглотки резко возрастает вероятность заболевания различными инфекционными заболеваниями.

Повышение уровня глюкозы в крови при стрессе вызывает цепную реакцию, прежде всего усиление секреции инсулина, который, в свою очередь, способствует отложению глюкозы в виде гликогена в печени, мышцах и частичному превращению ее в жир. В результате действия инсулина концентрация глюкозы в крови падает, у человека возникает чувство голода, а организм требует немедленной компенсации. Это состояние стимулирует дальнейшую секрецию инсулина, и уровень глюкозы в крови продолжает снижаться.

Индивидуальные различия стресс-реакции. В 1974 г. М. Фридман и Р. Розенман отметили взаимосвязь стресса и заболеваний сердечно-сосудистой системы в зависимости от типа реагирования на стрессор. Авторы выделили два полярных типа поведения – тип А (симпатический) и тип Б (парасимпатический).

Тип А – поведение, ориентированное на успех и жизненные достижения. При этом преобладает активность симпатического отдела вегетативной нервной системы. Для типа А характерны высокий уровень двигательной активности и постоянная готовность к действию. Люди данного типа поведения реагируют на стрессовое воздействие учащением пульса, ростом артериального давления и другими вегетативными реакциями, сопровождающими активацию симпатической нервной системы. Поэтому именно этот тип поведения значительно повышает риск сердечно-сосудистых заболеваний и скоропостижной смерти при наличии стрессовых ситуаций.

Тип Б – в тех же условиях люди реагируют по парасимпатическому варианту, т.е. снижением частоты сердцебиений и другими соответствующими вегетативными проявлениями. Для этого типа людей характерны уменьшение двигательной

активности и относительно низкая готовность включаться в действие.

Перечисленные различия определяют разную чувствительность людей к стрессогенным воздействиям. Один из путей профилактики сердечно-сосудистых заболеваний состоит в том, чтобы уменьшить в поведении пациента проявления типа А.

Стресс и болезни. За счет чрезмерного выделения глюкокортикоидов возможны различные побочные эффекты (плата за адаптацию к стрессору). Так, известно, что длительное выделение глюкокортикоидов приводит к существенному уменьшению продукции тестотерона, что снижает половое влечение и ведет к импотенции. Развиваются различные соматические заболевания: язвы кишечника, желудка, язвенный колит, гипертония, аритмия, мигренозные головные боли, бронхиальная астма, экзема, крапивница, опухоли (как результат иммунодепрессии), а также могут возникать нарушения психики – неврозы, депрессии. Следовательно, профилактика стресса – одно из важнейших направлений современной медицины.

Профилактика последствий стрессовых состояний

При профилактике стресса прежде всего важна позиция человека, в том числе его ответственность за свое здоровье. Нередко чрезмерный стресс и эмоциональные расстройства обусловлены неверной интерпретацией индивидом своего окружения и признания личностной ответственности человека за отношение к происходящему. Более того, сама возможность применения некоторых средств борьбы со стрессом и эффективность их использования зависят от того, насколько осознанно человек подходит к своему здоровью. Психофизиологические методы коррекции стрессогенных состояний связаны в первую очередь с использованием приемов обратной связи.

Рекомендуются следующие мероприятия, направленные на лечение и профилактику стресса и стрессовых состояний:

• терапевтическое обучение пациента – разъяснение природы стресса, выяснение причин, лежащих в основе стрессового состояния пациента;

• рациональное питание, исключающее из пищи в период стрессового состояния активаторов центральной нервной системы (не рекомендуется употреблять напитки, содержащие кофеин). Нерегулярность приема завтрака – одна из самых существенных причин повышения реакции организма на действие стрессора;

• применение фармакологических методов, в том числе использование седативных веществ;

• применение различных способов релаксации (психологической и мышечной), дыхательной гимнастики;

• использование физических нагрузок (бег трусцой, ходьба), которые выполняются в аэробном режиме, в условиях отсутствия конкуренции (без режима соревнований). В среднем в неделю рекомендуются 3–4-кратные занятия по 15–40 мин каждое;

• применение психотерапии, гипноза.

При использовании данных рекомендаций организм способен адаптироваться к действию стрессоров. При этом возрастает мощность стресс-реализующих и стресс-лимитирующих систем, одновременно повышается устойчивость организма к ионизирующей радиации, гипоксии, химическим факторам, возникает положительная перекрестная адаптация.

Тестовые задания

1. Стресс – это:
а) состояние полного физического, психического и социального благополучия;
б) состояние общего напряжения организма, возникающее под воздействием чрезвычайного раздражения;
в) физиологические изменения в организме, обеспечивающие приспособления к меняющимся условиям среды.

2. Положительный эффект от стресса можно ожидать в случае, если:
а) мобилизуются энергетические возможности организма без их истощения;
б) уровень стресса слишком велик и он переходит в дистресс;
в) стрессы очень частые и продолжительные в сочетании с неблагоприятными факторами.

3. Дистресс – это:
а) закономерности адаптации организма человека к различным природно-социальным условиям;
б) функциональное состояние, развивающееся под действием неблагоприятных воздействий, превосходящих адаптационные возможности организма;

в) наследственно обусловленное психическое заболевание, сопровождающееся нарушением поведения.

4. В борьбе со стрессовыми перегрузками положительный эффект могут дать:
а) физическая нагрузка, массаж;
б) теплые ванны;
в) аутогенная тренировка;
г) все вышеперечисленное.

5. К творческому переживанию шока относят:
а) терпение, трезвое отношение к тому, что происходит;
б) переживание сложившейся волевой личности;
в) игнорирование совершившегося факта, его внутреннее искажение и поддержание иллюзии благополучия.

6. Психологи выделяют четыре типа переживаний шока:
а) гедонистическое, реалистическое, ценностное и творческое;
б) гедонистическое, социальное, ценностное и творческое;
в) социальное, нравственное, ценностное и творческое;
г) социальное, ценностное и творческое, гедонистическое.

7. К физическим упражнениям, способствующим снятию дистресса, относятся:
а) спортивные игры с более сильным противником;
б) оздоровительный бег, плавание, ходьба на лыжах с оптимальной нагрузкой;
в) физические занятия с чрезмерной нагрузкой;
г) все вышеперечисленное.

8. К числу мер для профилактики стрессовых воздействий относят:
а) мероприятия оздоровительного характера;
б) способы положительных воздействий на психологический статус и поведение людей;
в) методы нетрадиционной медицины;
г) все вышеперечисленное.

9. Снижение роли нервного стресса как фактора риска многих заболеваний возможно:
а) путем устранения сопутствующих факторов риска и повышения адаптационных возможностей организма;
б) путем изменения социальной среды и образа жизни в ней;
в) путем изменения экологических и природно-климатических условий и возрастных изменений.

10. При любом эмоциональном возбуждении происходит выделение гормонов:
а) щитовидной железы (гормоны роста);
б) надпочечников (гормоны тревоги);
в) половых желез;
г) все вышеперечисленное.

11. Эустресс представляет собой:
а) защитную реакцию организма, протекающую с минимальными затратами;

б) защитную реакцию организма, происходящую с ослаблением его возможностей;
в) защиту организма от воздействия физических факторов;
г) защиту организма от психических факторов.

12. Дистресс представляет собой:
а) защитную реакцию организма, протекающую с минимальными затратами;
б) защитную реакцию организма, происходящую с ослаблением его возможностей;
в) защиту организма от воздействия физических факторов;
г) защиту организма от психических факторов.

13. К стрессорам относят:
а) вредные факторы окружающей среды;
б) нарушение физиологических процессов организма;
в) работу в условиях риска;
г) все вышеперечисленное.

14. Адренокортикальный механизм стресса представляет собой:
а) неокортекс-септально-гиппокампово-гипоталамический комплекс → выделение кортиколиберина гипоталамусом → выделение адренокортикотропного гормона → повышение продукции альдостерона;
б) неокортекс-септально-гиппокампово-гипоталамический комплекс → выделение соматолиберина гипоталамусом → выделение соматотропного гормона аденогипофизом;
в) неокортекс-септально-гиппокампово-гипоталамический комплекс → тиролиберин гипоталамуса → тиротропный гормон → тиреотропные гормоны щитовидной железы;
г) а + б.

15. Соматотропный механизм стресса представляет собой:
а) неокортекс-септально-гиппокампово-гипоталамический комплекс → выделение кортиколиберина гипоталамусом → выделение адренокортикотропного гормона → повышение продукции альдостерона;
б) неокортекс-септально-гиппокампово-гипоталамический комплекс → выделение соматолиберина гипоталамусом → выделение соматотропного гормона аденогипофизом;
в) неокортекс-септально-гиппокампово-гипоталамический комплекс → тиролиберин гипоталамуса → тиротропный гормон → тиреотропные гормоны щитовидной железы;
г) а + б.

16. Тиреотропный механизм стресса представляет собой:
а) неокортекс-септально-гиппокампово-гипоталамический комплекс → выделение кортиколиберина гипоталамусом → выделение адренокортикотропного гормона → повышение продукции альдостерона;

б) неокортекс-септально-гиппокампово-гипоталамический комплекс → выделение соматолиберина гипоталамусом → выделение соматотропного гормона аденогипофизом;
в) неокортекс-септально-гиппокампово-гипоталамический комплекс → тиролиберин гипоталамуса → тиротропный гормон → тиреотропные гормоны щитовидной железы;
г) а + б.

17. Стадия тревоги представляет собой:
а) возникновение максимально высокого уровня сопротивляемости организма;
б) мобилизацию всех защитных механизмов организма;
в) снижение адаптивных возможностей организма;
г) секрецию различных видов гормонов.

18. Стадия резистентности представляет собой:
а) возникновение максимально высокого уровня сопротивляемости организма;
б) мобилизацию всех защитных механизмов организма;
в) снижение адаптивных возможностей организма;
г) секрецию различных видов гормонов.

19. Стадия истощения представляет собой:
а) возникновение максимально высокого уровня сопротивляемости организма;
б) мобилизацию всех защитных механизмов организма;
в) снижение адаптивных возможностей организма;
г) секрецию различных видов гормонов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нейрофизиология – наука будущего. Одним из интереснейших направлений является распознавание компьютером воображаемых образов, т.е. угадывание мыслей человека. Этот метод работает на основе анализа электроэнцефалограммы. Суть его заключается в том, что при восприятии разных изображений активируются различные участки мозга. Всякий набор таких клеток будет уникальным. Как следствие этого – энцефалограмма, отвечающая за конкретную картинку. По ней можно определить, о чем думает человек.

По словам исследователей, в будущем этот метод поможет лечить такие тяжелые заболевания, как рассеянный склероз, болезни Альцгеймера и Паркинсона, реабилитировать пациентов после инсульта. Заманчиво и то, что технология позволит осуществлять так называемый нейропоиск – силой мысли находить в сети информацию о любом зрительном объекте. Представьте, что вы едете в поезде и из окна видите сооружение, которое вас заинтересовало. Вы надеваете на голову беспроводное устройство, включаете поисковую систему на телефоне или ноутбуке – и через несколько секунд вся информация у вас на дисплее.

В настоящее время созданы компьютерные программы, которые позволяют писать на экране слова и целые фразы без помощи рук. Точность набора текстов силой мысли уже достаточно велика – 97–99%, а вот скорость низкая – не более 15 букв в 1 мин. Основная сложность в том, что оператору приходится в буквальном смысле «работать мозговыми извилинами», меняя параметры своей электроэнцефалограммы, а природа не предусмотрела у человека такого навыка. Стоит подумать о чем-то отвлеченном – и компьютер виснет.

Ученые уверены, что в будущем технология станет значительно удобнее. Это позволит человеку управлять различными устройствами – инвалидной коляской, роботом-помощником, рукой-манипулятором. В первую очередь метод пригодится людям с ограниченными возможностями. Но каждый человек сможет мысленно включать микроволновку и телевизор, писать электронные письма и управлять автомобилем, а в перспективе – передавать свои мысли на расстояние.

ОТВЕТЫ К ТЕСТОВЫМ ЗАДАНИЯМ

Глава 1. Филогенез и онтогенез нервной системы

1 – *б*; 2 – *в*; 3 – *б*; 4 – *в*; 5 – *б*; 6 – *г*; 7 – *г*; 8 – *а*; 9 – *б*; 10 – *в*; 11 – *г*; 12 – *г*; 13 – *б*; 14 – *в*; 15 – *б*; 16 – *б*; 17 – *б*.

Глава 2. Строение и функции спинного мозга

1 – *а*; 2 – *в*; 3 – *б*; 4 – *б*; 5 – *б*; 6 – *г*; 7 – *б*; 8 – *в*; 9 – *г*; 10 – *б*; 11 – *б*; 12 – *б*; 13 – *б*; 14 – *а*; 15 – *в*; 16 – *б*; 17 – *а*.

Глава 3. Строение головного мозга

1 – *а*; 2 – *в*; 3 – *а*; 4 – *б*; 5 – *б*; 6 – *б*; 7 – *б*; 8 – *г*; 9 – *в*; 10 – *б*; 11 – *г*; 12 – *б*; 13 – *а*; 14 – *б*; 15 – *в*; 16 – *б*; 17 – *в*; 18 – *а*; 19 – *б*; 20 – *б*; 21 – *б*; 22 – *б*; 23 – *в*; 24 – *г*; 25 – *г*; 26 – *в*; 27 – *г*; 28 – *б*; 29 – *б*; 30 – *б*; 31 – *г*; 32 – *в*; 33 – *в*; 34 – *в*; 35 – *а*.

Глава 4. Вегетативная нервная система

1 – *г*; 2 – *г*; 3 – *в*; 4 – *а*; 5 – *а*; 6 – *г*; 7 – *б*; 8 – *б*; 9 – *а*; 10 – *г*; 11 – *г*; 12 – *в*; 13 – *а*; 14 – *в*; 15 – *б*; 16 – *а*; 17 – *в*; 18 – *г*; 19 – *в*; 20 – *а*; 21 – *в*; 22 – *в*; 23 – *г*; 24 – *в*; 25 – *б*; 26 – *г*.

Глава 5. Принципы работы головного мозга

1 – *а*; 2 – *а*; 3 – *б*; 4 – *б*; 5 – *б*; 6 – *а*; 7 – *а*; 8 – *в*; 9 – *а*; 10 – *в*; 11 – *б*; 12 – *в*; 13 – *в*; 14 – *б*; 15 – *в*; 16 – *г*; 17 – *а*; 18 – *в*.

Глава 6. Нейрон – основная структурная единица ЦНС

1 – *г*; 2 – *б*; 3 – *а*; 4 – *а*; 5 – *в*; 6 – *в*; 7 – *а*; 8 – *в*; 9 – *а*; 10 – *в*; 11 – *б*; 12 – *в*; 13 – *а*; 14 – *г*; 15 – *в*; 16 – *в*; 17 – *а*; 18 – *б*; 19 – *б*; 20 – *а*; 21 – *в*; 22 – *б*; 23 – *а*; 24 – *г*; 25 – *б*; 26 – *в*; 27 – *г*; 28 – *а*.

Глава 7. Электрические процессы в нервной клетке

1 – *а*; 2 – *в*; 3 – *а*; 4 – *в*; 5 – *а*; 6 – *в*; 7 – *г*; 8 – *г*; 9 – *в*; 10 – *в*; 11 – *б*; 12 – *г*; 13 – *а*; 14 – *в*; 15 – *б*; 16 – *а*; 17 – *в*; 18 – *б*; 19 – *г*; 20 – *а*; 21 – *г*;

22 – *а*; 23 – *б*; 24 – *б*; 25 – *а*; 26 – *в*; 27 – *г*; 28 – *б*; 29 – *а*; 30 – *б*; 31 – *а*; 32 – *г*; 33 – *в*; 34 – *б*; 35 – *а*; 36 – *в*; 37 – *г*; 38 – *в*; 39 – *б*; 40 – *г*.

Глава 8. Физиология синапсов. Нервный центр

1 – *г*; 2 – *г*; 3 – *б*; 4 – *а*; 5 – *г*; 6 – *г*; 7 – *б*; 8 – *б*; 9 – *в*; 10 – *г*; 11 – *а*; 12 – *б*; 13 – *б*; 14 – *а*; 15 – *а*; 16 – *г*; 17 – *б*; 18 – *а*; 19 – *б*; 20 – *а*; 21 – *а*; 22 – *г*; 23 – *г*; 24 – *а*; 25 – *а*; 26 – *в*; 27 – *а*.

Глава 9. Условные и безусловные рефлексы

1 – *б*; 2 – *а*; 3 – *г*; 4 – *б*; 5 – *б*; 6 – *г*; 7 – *б*; 8 – *в*; 9 – *г*; 10 – *а*; 11 – *в*; 12 – *а*; 13 – *б*; 14 – *д*; 15 – *а*, *в*, *е*; 16 – *б*, *г*, *д*; 17 – *а*, *б*, *в*; 18 – *а*; 19 – *в*; 20 – *б*; 21 – *а*; 22 – *г*, *д*.

Глава 10. Торможение в ЦНС

1 – *а*; 2 – *а*; 3 – *б*; 4 – *в*; 5 – *в*; 6 – *г*; 7 – *г*; 8 – *б*.

Глава 11. Первая и вторая сигнальные системы

1 – *в*; 2 – *б*; 3 – *г*; 4 – *г*; 5 – *в*; 6 – *б*; 7 – *г*; 8 – *б*, *г*, е; 9 – *б*, *г*.

Глава 12. Высшая нервная деятельность

1 – *б*; 2 – *б*; 3 – *а*; 4 – *б*; 5 – *а*; 6 – *г*; 7 – *а*; 8 – *в*; 9 – *б*; 10 – *в*; 11 – *а*; 12 – *г*; 13 – *б*; 14 – *в*.

Глава 13. Физиология сна и сновидений

1 – *б*; 2 – *в*; 3 – *в*; 4 – *б*; 5 – *г*; 6 – *в*; 7 – *а*; 8 – *а*; 9 – *в*; 10 – *б*; 11 – *б*; 12 – *а*; 13 – *б*; 14 – *б*; 15 – *г*; 16 – *а*; 17 – *б*; 18 – *в*; 19 – *г*; 20 – *б*; 21 – *а*; 22 – *г*; 23 – *в*; 24 – *а*; 25 – *г*.

Глава 14. Механизмы памяти

1 – *б*; 2 – *в*; 3 – *а*; 4 – *в*; 5 – *а*; 6 – *б*; 7 – *в*; 8 – *а*; 9 – *б*; 10 – *в*; 11 – *а*; 12 – *б*; 13 – *б*, *в*; 14 – *а*; 15 – *а*, *д*; 16 – *в*.

Глава 15. Стресс

1 – *б*; 2 – *а*; 3 – *б*; 4 – *г*; 5 – *б*; 6 – *а*; 7 – *б*; 8 – *г*; 9 – *а*; 10 – *б*; 11 – *а*; 12 – *б*; 13 – *г*; 14 – *а*; 15 – *б*; 16 – *в*; 17 – *б*; 18 – *а*; 19 – *в*.

ЛИТЕРАТУРА

Акоев, *Г.Н.* Функциональная организация механорецепторов / Г.Н. Акоев. Л., 1985.

Анохин, *П.К.* Узловые вопросы теории функциональных систем / П.К. Анохин. М., 1980.

Асратян, *Э.А*. Рефлекторная теория высшей нервной деятельности / Э.А. Асратян. М., 1999.

Батуев, *А.С*. Высшая нервная деятельность / А.С. Батуев. СПб., 2002.

Батуев, *А.С*. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем / А.С. Батуев. СПб., 2008.

Беркинблиттп, *М.Б*. Электричество в живых организмах / М.Б. Беркинблиттп, Е.Г. Глаголева. М., 1988.

Бернштейн, *Н.А*. Очерки по физиологии движений и физиологии активности / Н.А. Бернштейн. М., 1996.

Блум, *Ф*. Мозг, разум и поведение / Ф. Блум, А. Лейзерсон, Л. Хофстедтер; пер. с англ. М., 1988.

Буреш, *Я*. Методики и основные эксперименты по изучению мозга и поведения / Я. Буреш, У. Бурешова, Д.П. Хьюстон; пер. с англ. М., 1991.

Вартанян, *Г.А*. Механизмы памяти центральной нервной системы / Г.А. Вартанян, А.Л. Пирогов. Л., 1988.

Вартанян, *Г.А*. Нейробиологические основы высшей нервной деятельности / Г.А. Вартанян, А.Л. Пирогов. Л., 1991..

Вартанян, *Г.А*. Физиология сенсорных систем и высшей нервной деятельности: учебник / Г.А. Вартанян, И.А. Горлинский. М., 2009.

Данилова, *Н.Н.* Психофизиология / Н.Н. Данилова. М., 1998.

Данилова, *Н.Н.* Физиология высшей нервной деятельности / Н.Н. Данилова, А.Л. Крылова. Ростов н/Д, 2002.

Дубровинская, *Н.В*. Нейрофизиологические механизмы внимания / Н.В. Дубровинская. Л., 1985.

Камкин, *А.Г.* Фундаментальная и клиническая физиология / А.Г. Камкин, А.А. Каменский. М., 2004.

Ковбаса, *С.И*. Информационные характеристики нейронов / С.И. Ковбаса, А.Д. Ноздрачев. Л., 1990.

Леонова, *А.Б*. Психодиагностика функциональных состояний человека / А.Б. Леонова. М., 1994.

Майдников, *Ю.Л*. Основы психофизиологии (теоретические и прикладные аспекты) / Ю.Л. Майдников [и др.]. Кемерово, 1997.

Максимова, *О.А*. Нейронные механизмы пластичности поведения / О.А. Максимова, П.М. Балабан. М., 1983.

Наатанен, *Р*. Внимание и функции мозга / Р. Наатанен. М., 1997.

Нейропсихология / под ред. Е.Д. Хомской. СПб., 2005. 496 с.

Николс, *Дж.Г.* От нейрона к мозгу / Дж.Г. Николс [и др.]. М., 2008.

Ноздрачев, *А.Д.* Начала физиологии: Учебник для вузов / А.Д. Ноздрачев. СПб., 2002.

Общий курс физиологии человека и животных / под ред. А.Д. Ноздрачева. М., 1991.

Основы физиологии человека / под ред. Б.И. Ткаченко. СПб., 1994.

Ротенберг, *С.М.* Мозг. Обучение. Здоровье / С.М. Ротенберг, С.М. Бондаренко. М., 1989.

Роуз, *С.* Устройство памяти: от молекул к сознанию / С. Роуз. М., 1995.

Сандомирский, *М.Е.* Защита от стресса. Физиологически ориентированный подход к решению психологических проблем (Метод РЕТРИ) / М.Е. Сандомирский. М., 2001.

Семенович, *А.В.* Нейропсихологическая диагностика и коррекция в детском возрасте / А.В. Семенович. М., 2002.

Симерницкая, *Э.Г.* Мозг человека и психические процессы в онтогенезе / Э.Г. Симерницкая. М., 1985.

Смирнов, *В.М.* Нейрофизиология и высшая нервная деятельность детей и подростков / В.М. Смирнов. М., 2004.

Соколова, *Л.В*. Развитие учения о мозге и поведении / Л.В. Соколова. СПб., 1995.

Солсо, *Р.Л*. Когнитивная психология / Р.Л. Солсо. М., 1996.

Судаков, *К.В*. Физиология человека: Атлас динамических схем / К.В. Судаков, В.В. Андрианов, Ю.Е. Вагин. М., 2009.

Судаков, *К.В.* Системные аспекты психической деятельности / К.В. Судаков, Ю.И. Александров, А.В. Брушлинский. М., 1999.

Теория системогенеза / под ред. К.В. Судакова. М., 1997.

Ткачук, *В.Г.* Анатомия и эволюция нервной системы: краткий конспект лекций / В.Г. Ткачук, В.Е. Хапко. Киев, 2003.

Физиология человека: в 3 т. / под ред. Р. Шмидта, Г. Тевса. М., 1996.

Филиппов, *М.М.* Психофизиология функциональных состояний / М.М. Филиппов. Киев, 2006.

Хорн, *Г.* Память, импринтинг и мозг / Г. Хорн. М., 1988.

Хризман, *Т.П*. Эмоции, речь и активность мозга человека / Т.П. Хризман, В.П. Еремеева, Т.Д. Лоскутова. М., 1991.

Черенкова, *Л.В*. Психофизиология в схемах и комментариях / Л.В. Черенкова, Е.И. Краснощекова, Л.В. Соколова. СПб., 2006.

Шеперд, *Г*. Нейробиология / Г. Шеперд; пер. с англ. М., 1987.

Шостак, *В.И.* Физиология психической деятельности человека / В.И. Шостак, С.А. Лытаев. СПб., 1999.

Щербатых, *Ю.В*. Физиология центральной нервной системы для психологов / Ю.В. Щербатых, Я.А. Туровский. СПб., 2007.

Ярвилехто, *Т*. Мозг и психика / Т. Ярвилехто. М., 1992.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Учебное издание

Прищепа Инна Михайловна
Ефременко Инна Ивановна

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ

Учебное пособие

Редактор *В.В. Такушевич*
Художественный редактор *В.А. Ярошевич*
Технический редактор *А.Н. Бабенкова*
Корректор *Е.З. Липень*
Компьютерная верстка *А.Н. Бабенковой*

Подписано в печать 08.08.2013. Формат 84×108/32. Бумага офсетная.
Гарнитура «Times New Roman». Офсетная печать. Усл. печ. л. 15,12.
Уч.-изд. л. 17,05. Тираж 600 экз. Заказ

Республиканское унитарное предприятие «Издательство “Вышэйшая школа”».
ЛИ № 02330/0494062 от 03.02.2009. Пр. Победителей, 11, 220048, Минск.
e-mail: market@vshph.com http://vshph.com

Открытое акционерное общество «Красная звезда».
ЛП № 02330/0552716 от 03.04.2009. 1-й Загородный пер., 3, 220073, Минск.

Прищепа, И. М.

П77 Нейрофизиология : учеб. пособие / И. М. Прищепа, И. И. Ефременко. – Минск : Выш. шк., 2013. – 285 с.: ил.
ISBN 978-985-06-2306-5.

Изложены основы нейрофизиологии с учетом современных достижений биологической и медицинской наук, вопросы частной нейрофизиологии. Рассмотрены предмет, задачи и значение курса нейрофизиологии, дан краткий исторический очерк ее развития. Все разделы проиллюстрированы. В конце каждой главы приведены тесты для контроля и самоконтроля.

В пособие включено подробное рассмотрение основных тенденций развития современной нейрофизиологии, а также широкого спектра теоретических и практических задач, что необходимо для подготовки современных специалистов в области специальной педагогики.

Предназначено для студентов учреждений высшего образования, практикующих психологов и социальных работников.

УДК 612.816.3(075.8)
ББК 28.707.3я73